

Prezado Leitor,

Esta é uma versão de minha tese de mestrado em PDF. As paginações diferem um pouco mas o texto é exatamente o mesmo. A citação da presente edição deve comportar a observação "2ª edição em PDF".

Porto Alegre, 15 de Abril de 2012.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza
Instituto de Geociências
Departamento de Geologia

**QUÉLIDAS (CHELONII, PLEURODIRA)
DA BACIA DE TAUBATÉ,
CENOZÓICO DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL.**

Edio-Ernst Kischlat

RIO DE JANEIRO - RJ - BRASIL
MARÇO DE 1993

QUÉLIDAS (CHELONII, PLEURODIRA)
DA BACIA DE TAUBATÉ,
CENOZÓICO DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL.

Edio-Ernst Kischlat

TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
GEOLOGIA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO
REQUISITO PARCIAL PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS.

ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: Geologia das Bacias Sedimentares.
ORIENTADOR: Prof. (D.Sc.) Ignácio Aureliano Machado Brito.
CO-ORIENTADOR: Geólogo (M.Sc.) Diogenes de Almeida Campos.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. (D.Sc.) Sérgio A. K. de Azevedo (UFRJ)

Prof. (D.Sc.) Ulisses Caramaschi (UFRJ)

Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena (UFRGS)

FICHA CATALOGRÁFICA

KISCHLAT, EDIO-ERNST

Contribuição ao conhecimento de quélidas fósseis e recentes do Brasil.

Quélidas (Chelonii, Pleurodira) da bacia de Taubaté, Cenozóico do estado de São Paulo, Brasil
/ Edio-Ernst Kischlat. - Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1993.
xviii, 242 p., 22 est., 3 tab., 29,7 cm (Instituto de Geociências - U.F.R.J., M.Sc.,
Programa de Pós-Graduação em Geologia, 1993).

TESE (mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro.

1. Paleontologia - Brasil. 2. Paleozoologia - Brasil. 3. Quelônios - Brasil.

I - Kischlat, Edio-Ernst. II - IG/UFRJ. III - Título (série)

Aos que me incentivaram e ajudaram e principalmente aos que me suportaram diante de tantas *viagens* e elocubrações neste difícil período o meu muito obrigado.

AGRADECIMENTOS

À dupla de orientadores, Dr. Ignácio Aureliano Machado Brito (UFRJ) e geólogo Diogenes de Almeida Campos (DNPM-RJ) pela orientação e co-orientação, respectivamente, que nestes anos proporcionaram discussões (às vezes bem exaltadas!), apoio, "correções-de-rota" e confraternizações.

Aos professores, colegas e amigos da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), da Seção de Paleontologia do Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM), do Departamento de Oceanografia e da Carpintaria da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), da Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente (FEEMA), da Universidade Santa ersula (USU) e da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), pelo apoio, compreensão e assistência prestados em todos os níveis. De modo especial aos que se dispuseram de seu tempo na leitura de manuscritos e sugestões: geógrafa-geóloga Lúcia Montilla Mayer (DNPM); geólogo Alexander Wilhelm Armin Kellner (UFRJ); Dr. Cástor Cartelle (UFMG); oceanógrafa Elen de Alencar Costa (UERJ); e ao médico-veterinário Roberto da Rocha-e-Silva (FEEMA).

Aos leitores-críticos, Dr. José Vanderli Andreatta (USU) e biólogo Reinaldo Bertini (UNESP-RC), pelas sugestões.

Ao Dr. Ulisses Caramaschi e à equipe da Seção de Herpetologia do Museu Nacional (UFRJ) pelo apoio na infra-estrutura; a DOW CORNING do Brasil Ltda., na pessoa do engenheiro A.J. Martins, pela doação de parte do material para a confecção de moldes; ao Sr. Félix César Ataíde (UERJ) em relação ao auxílio durante a preparação dos moldes em resina; e à fonoaudióloga Deborah Mello Feijó pelo auxílio nas fotografias.

À Seção de Paleontologia do DNPM, na pessoa do geólogo Diógenes de Almeida Campos e da paleontóloga Déa Regina Bouret Campos, por colocarem à disposição as coleções herpetológicas e paleo-herpetológicas; à Seção de Herpetologia do Museu Nacional (UFRJ) na pessoa do Dr. Ulisses Caramaschi; e ao Museu de Zoologia (USP) na pessoa do Dr. Paulo Emílio Vanzolini e da Dr. Regina L. Spieker, pelo mesmo motivo citado acima.

Ao Sr. Marcos Antônio Lemos e a todo o pessoal da biblioteca do Museu Nacional (UFRJ) que sempre se dispuseram ao empréstimo de "montanhas" de livros; e aos funcionários da biblioteca do Museu de Zoologia (USP) que tiveram o mesmo procedimento.

Muitos tiveram a gentileza de me enviarem *separatas* e fotocópias, algumas difíceis de serem encontradas (até mesmo "impossíveis!"), sem as quais este trabalho não se concretizaria (em ordem alfabética de sobrenome): Dr. Sérgio Alex Kugland de Azevedo (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro); Dr. Ignácio Aureliano Machado Brito (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro); Dra. France de Broin (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris); geólogo Diogenes de Almeida Campos (Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro); Dr. Ulisses Caramaschi (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro); Dr. Luis M. Chiappe (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires); Prof. Antonio Carlos Sequeira Fernandes (Universidade Federal do Rio de Janeiro e Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro); Dr. Marcelo de la Fuente (Facultad de Ciencias Naturales e Museo de La Plata, La Plata); Dr. Eugene S. Gaffney (American Museum of Natural History, New York); médica-veterinária Karen Kischlat (University of California,

Davis); Dr. John M. Legler (The University of Utah, Salt Lake City), geógrafa-geóloga Lúcia Montilla Mayer (Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro); Dr. Sérgio Mezzalira (Instituto Geológico do Estado de São Paulo, São Paulo); Dr. Russel A. Mittermeier (World Wildlife Fund, Washington); Dr. Anders G.J. Rhodin (Harvard University, Cambridge); médico-veterinário Roberto da Rocha-e-Silva (Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente, Rio de Janeiro); e Dr. Paulo Emílio Vanzolini (Universidade de São Paulo, São Paulo).

Aos meus amigos mais próximos e a meus pais que "seguraram a minha onda" neste difícil período.

Este trabalho é consequência do auxílio financeiro recebido tanto pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), durante o período de fevereiro de 1988 a agosto de 1990, como pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), durante o período de setembro de 1990 a fevereiro de 1991.

**RESUMO DA TESE APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
GEOLOGIA/UFRJ COMO REQUISITO PARCIAL NECESSÁRIO À OBTENÇÃO
DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS (M.Sc.)**

**QUÉLIDAS (CHELONII, PLEURODIRA) DA BACIA DE TAUBATÉ,
CENOZÓICO DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL.**

Edio-Ernst Kischlat

Março de 1993

ORIENTADOR: Prof. (D.Sc.) Ignácio Aureliano Machado Brito.

CO-ORIENTADOR: Geólogo (M.Sc.) Diogenes de Almeida Campos.

ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: Geologia das Bacias Sedimentares.

Quélidas provenientes da formação Tremembé são descritos. De acordo com suas características, a totalidade deste material concorda com o que se entende atualmente como *Phrynops*. Particularmente insere-se no subgênero *Phrynops* e na superespécie *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)*.

A identificação deste material como pertencente a *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)* sensu Rhodin & Mittermeier (1983) foi feita por exclusão de *P.(P.) rufipes*. *P.(P.) (geoffroanus)* parece ser um grupo parafilético ou polifilético de, no mínimo, cinco espécies recentes, incluindo também uma forma fóssil (*Parahydraspis paranaensis*). Uma revisão deve ser feita neste

grupo, incluindo, a princípio, as espécies recentes e, posteriormente, o material fóssil.

Uma ininterrupta série neural composta pelos ossos neurais I a V, no mínimo, com morfologia semelhante àquela de *Podocnemis* e de outros pelomedusóideos, é comumente encontrada em *P.* (*Phrynops*). Acredita-se que a presença desta é uma característica plesiomórfica em quélidas (*contra* Gaffney, 1977). Por outro lado, os demais subgêneros do gênero *Phrynops* (*Mesoclemmys* e *Batrachemys*) mostram nas espécies recentes diferentes configurações (morfologia, interrupção ou ausência dos neurais mais craniais) nesta série.

Quélidas são caracterizados pela ausência de mesoplastrões (Gaffney, 1977). O nome Cheloidea de Fróes (1957) é proposto para ampliar o sentido deste grupo, compreendendo as formas sem mesoplastrões (quélidas *sensu stricto*) e as formas descritas preliminarmente por Fuente (1985) e Broin (1987) que os possuem, denominando-as informalmente por "paraquélidas".

De acordo com o material fóssil de *Hydromedusa* do Eoceno da Argentina e com a hipótese filogenética de Gaffney (1977), chega-se a conclusão de que a história evolutiva da família, incluindo os gêneros recentes, deveria já estar completa no Eoceno. Por outro lado, as críticas de Pritchard (1984) desfavoráveis à análise de Gaffney (1977) são discutidas, mostrando que as sinapomorfias unindo *Hydromedusa* e *Chelus* e excluindo *Chelodina*, são na realidade plesiomorfias ou convergências.

Apresenta-se no final um glossário osteo-anatômico para o casco, baseando-se em pleurodiras, especialmente quélidas.

**ABSTRACT OF THESIS PRESENTED TO GRADUATED PROGRAMM OF
GEOLOGY/UFRJ AS PARTIAL FULFILLMENT OF THE REQUIREMENTS
FOR THE DEGREE OF MASTER OF SCIENCE (M.Sc.)**

**CHELIDS (CHELONII, PLEURODIRA) FROM TAUBATÉ BASIN,
CENOZOIC OF STATE OF SÃO PAULO, BRASIL.**

Edio-Ernst Kischlat

March of 1993

THESIS SUPERVISOR: *D.Sc.* Ignácio Aureliano Machado Brito.

THESIS CO-SUPERVISOR: *M.Sc.* Diogenes de Almeida Campos.

SECTOR: Geology of Sedimentary Basins.

Chelids from Tremembé Formation are described. According to its characters, the total amount of this material belongs to what is understood as *Phrynops*. Particularly it is classified in the subgenus *Phrynops* and in the superspecies *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)*.

The identification of this material as belonging to *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)* sensu Rhodin & Mittermeier (1983) was made by exclusion of *Phrynops (Phrynops) rufipes*. *P.(P.) (geoffroanus)* seems to be a paraphyletic or polyphyletic group of, at least, five recent species, including also a fossil form (*Parahydraspis paranaensis*). A revision must be attempted to this

group, including at first the recent species and therefore the fossil material.

An uninterrupted neural series comprising neural I to V, at least, with the morphology similar to that of Podocnemis and other pelomedusoids, shows that the presence of neurals in chelids is a plesiomorphic character (contra Gaffney, 1977). On the other hand, the other subgenera of Phrynops (Mesoclemmys and Batrachemys) show in recent species different configuration (morphology, interruption or absence of the most cranial neurals) in this series.

Chelids are characterized by the absence of mesoplastra (Gaffney, 1977). The name Cheloidea of Fróes (1957) is proposed to wide the sense of this group, comprising forms without mesoplastra (chelids sensu stricto) and the forms with mesoplastra described preliminarily by Fuente (1985) and Broin (1987), naming them informally by "parachelids".

According to the fossil material of Hydromedusa from Eocene of Argentina and the phylogenetic hypothesis of Gaffney (1977), it can be concluded that the evolutionary history of chelids comprising the recent genera must have been completed at the Eocene. The Pritchard's (1984) critics against Gaffney's analysis are also discussed, showing that the sinapomorfies uniting Hydromedusa and Chelus and excluding Chelodina are in reality plesiomorphies or convergences.

Finally a glossary of the anatomical terms used in the description of the chelonian shell is presented, based in pleurodires, specially chelids.

CONTEÚDO

1. INTRODUÇÃO.	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.	5
2.1. Considerações anatômicas	5
2.2. Preparação do material fóssil.	7
2.3. Preparação de moldes em resina	7
2.4. Preparação do material recente	8
2.5. Siglas, abreviações e definições	9
2.5.1. Siglas.	9
2.5.2. Abreviações	9
2.5.3. Definições.	10
2.6. Relação do material fóssil estudado.	10
2.7. Relação do material recente consultado	13
3. RESUMO SISTEMÁTICO.	21
3.1. Considerações taxonômicas	21
3.2. Formas australasianas.	30
3.2.1. O gênero <i>Pseudemydura</i> Siebenrock, 1901	30
3.2.2. O gênero <i>Emydura</i> Bonaparte, 1838 (<i>sensu latissimus</i>)	31
3.2.3. O gênero <i>Chelodina</i> Fitzinger, 1826.	32
3.2.4. Formas fósseis indeterminadas australasianas e <i>species inquirendae</i>	33
3.3. Formas fósseis antárticas.	35
3.4. Formas sul-americanas.	35
3.4.1. O gênero <i>Platemys</i> Wagler, 1830 (<i>sensu lato</i>)	36
3.4.2. O gênero <i>Phrynops</i> Wagler, 1830 (<i>sensu latissimus</i>).	37
3.4.3. O gênero <i>Chelus</i> Duméril, 1806	42
3.4.4. O gênero <i>Hydromedusa</i> Wagler, 1830	43
3.4.5. Formas fósseis indeterminadas sul-americanas e <i>species inquirendae</i>	44
3.5. Considerações finais (Gaffney × Pritchard)	49
4. BIOGEOGRAFIA E FILOGENIA	51
4.1. Considerações gerais	51
4.2. Considerações geológicas e oceanográficas.	51
4.3. Teorias biogeográficas propostas	54
4.4. A inter-relação filogenia e biogeografia	58
4.5. Considerações bioclimáticas.	60
4.6. Considerações biogeográficas atuais.	62
5. AMBIENTES DE VIDA E ECOLOGIA	67
5.1. Habitat.	67

5.2. Dietas, estratégias de alimentação e ecologia	70
5.3. Considerações morfo-fisiológicas.	74
5.4. Dimorfismo sexual, corte nupcial, nidificação, postura e ovos	75
6. O MATERIAL DA FORMAÇÃO TREMEMBÉ, BACIA DE TAUBATÉ.	77
6.1. Sistemática	77
6.2. Citações.	79
6.3. Descrição	80
6.3.1. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [1].	80
6.3.2. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [2].	89
6.3.3. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [3].	94
6.3.4. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [4].	96
6.3.5. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [5].	100
6.3.6. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [6].	105
6.3.7. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [7].	107
6.3.8. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [8].	111
6.3.9. <i>Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.</i> [9].	118
6.4. Considerações morfológicas	121
6.5. Considerações filogenéticas.	150
6.6. Considerações sistemáticas	155
6.7. Considerações paleoambientais.	159
6.8. Considerações paleoecológicas.	162
7. CONCLUSÕES	163
8. GLOSSÁRIO DE TERMOS ÓSTEO-ANATÔMICOS	165
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	175
10. ESTAMPAS E TABELAS	189

1. INTRODUÇÃO

Quélidas compreendem quelônios pleurodiras, ou seja, retratores laterais de pescoço, habitantes exclusivos de água-doce. Têm como grupo-irmão a superfamília Pelomedusoidea Cope, 1868 (Gaffney, 1977, 1988; Broin, 1988; Gaffney & Meylan, 1988; Kischlat & Azevedo, no prelo) e distribuem-se atualmente pela América do Sul e Australásia. Examinando o registro fóssil percebe-se que no passado não foi muito diferente, exceção feita para o continente antártico.

Fósseis são referidos desde a segunda metade do século XIX, tanto na Austrália como na América do Sul. Na Austrália temos os trabalhos de Tate (1886), Krefft (1871), Etheridge (1878, 1889, 1894), Lydekker (1889) e Vis (1897); na América do Sul, encontram-se os trabalhos de Bravard (1858), Ameghino (1882, 1899), Burmeister (1885), Rodrigues (1892) e Ambrosetti (1893). Na sua grande maioria foram propostas novas espécies que ao examinar-se mais profundamente passam a ser consideradas apenas nomina nuda ou *nomina dubia*.

Na Austrália poucos trabalhos foram publicados sobre quélidas fósseis na primeira metade do século XX. Foram descrições limitadas e, salvo uma exceção (*Chelymys granulata*), sem proposição de novos táxons: Vis (1907), Longman (1924, 1929) e Jones (1926). Só na segunda metade do século XX a pesquisa intensificou-se: Riek (1952), Stirton *et al.* (1961), Houston (1967), Stirton *et al.* (1967), Warren (1969), Marshall (1973), Callen & Tedford (1976), Archer & Wade (1976), Gorter & Nicoll (1978), Gaffney (1979a, 1981), Molnar (1980), Burke *et al.* (1983), Estes (1984), Pledge (1984) e Gaffney *et al.* (1989). Nenhum novo

táxon foi proposto, tanto em consequência da natureza fragmentária do material em questão quanto da situação caótica na sistemática zoológica a nível de espécie, impossibilitando a diferenciação morfológica entre o material fóssil e o recente.

Da América do Sul foram descritos algumas formas no começo do século XX, algumas delas diagnósticas: Wieland (1923), Staesche (1929) e Rusconi (1934, 1948) propuseram novos táxons, embora estes exemplares necessitem atualmente de uma revisão. Royo-y-Gomes (1945-6) por sua vez figurou cascos de *Chelus* que posteriormente seriam descritos por Wood (1976b). A partir da segunda metade do século XX são publicados trabalhos estratigráficos contendo listagens paleontológicas gerais que incluem quélidas: Savage (1951), Stirton (1953), Medem (1968), Hoffsteter (1970), Paula-Couto (1970), Pascual (1970), Pascual & Rivas (1971), Gasparini & Báez (1975), Báez & Gasparini (1977, 1979), Campos & Broin (1981) e Gasparini *et al.* (1985). Encontram-se descrições de material fóssil em: Simpson (1943a, provavelmente, *fide* Wood & Gamero, 1971), Wood (1976b), Fuente (1985, 1986), Fuente & Ledesma (1985), Broin (1987, 1988), Bocquentin & Rancy (1987), Bocquentin (1988), Villanueva & Santos (1989), Hirooka (1991) e Perea *et al.* (1990). No que se refere a comentários sobre a literatura já publicada, pode-se consultar Wood & Gamero (1971), Wood & Patterson (1973), Pritchard & Trebbau (1984), Pritchard (1985), Mones (1986) e Broin (1988).

Quelônios provenientes dos folhelhos pirobetuminosos da formação Tremembé, bacia de Taubaté, foram primeiro relatados por Paula-Couto (1958). Posteriormente, inúmeras citações foram feitas sobre este material (Mezzalana, 1964, 1989; Paula-Couto, 1970; Wood & Patterson, 1973; Campos & Broin, 1981; Broin, 1987, 1988), contudo um estudo sistemático nunca foi realizado.

A idade da formação Tremembé é muito discutida. Paula-Couto (1958, 1970) atribuiu uma idade pleistocênica (Mesopleistoceno no máximo); pouco depois Paula-Couto & Mezzalira (1971), baseando-se em mamíferos (notoungulados), deram uma idade oligocênica ou, no máximo, eomiocênica. Brito & Ribeiro (1975) observam que o aspecto da fauna - em se tratando de peixes, quirópteros e crustáceos - é muito moderno, podendo-se situar perfeitamente no Mesopleistoceno ou mesmo no Neopleistoceno; além disso, a bacia geológica de Taubaté pode ter sido originada no final do Cretáceo e ter recebido sedimentos durante todas as épocas do Terciário, com ou sem interrupções, e ter suas camadas superiores depositadas no Pleistoceno e Holoceno.

Paula-Couto *in* Paula-Couto & Mezzalira (1971) afirma que a alternância entre os folhelhos e as argilas bentoníticas da formação Tremembé estaria relacionada a um lago de águas calmas, remansosas, próprias para o acúmulo de sedimentos finos de característica limosa. Simultaneamente nas adjacências, alternavam-se no tempo matas mais ou menos densas e savanas com matas pouco densas.

A paleofauna da formação Tremembé comporta invertebrados diversos, peixes, répteis (crocodilianos e quelônios), mamíferos e aves (Paula-Couto, 1958).

Neste trabalho, descreve-se os restos de quelônios provenientes da formação Tremembé depositados na Seção de Paleontologia do Departamento Nacional da Produção Mineral (DGM) e no Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ). Por outro lado determina-se o estado da arte e propõe-se um estudo anatômico em forma de glossário, baseado em material recente, visando diferenças e inter-relações entre os quelídeos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Considerações anatômicas

A nomenclatura anatômica utilizada comporta algumas modificações em termos direcionais utilizados comumente na literatura queloniológica e reptiliana. O uso de "cranial" (em vez de "anterior") e "caudal" (em vez de "posterior") é compatível com uma nomenclatura anatômica universal para todos os vertebrados (veja argumentos em favor desta proposição em Baumel *et al.*, 1979) e já é utilizado na nomenclatura anatômica veterinária (ICVAN, 1973) e na nomenclatura anatômica aviana (Baumel *et al.*, 1979).

Na verdade uma nomenclatura anatômica para quelônios nunca foi proposta. Bojanus (1819), baseando-se em *Emys europaea* (= *Emys orbicularis* fide Wermuth & Mertens, 1961:079, Emydidae, Cryptodira) chegou a termos latinos pormenorizados. Porém, propostas nos moldes das nomenclaturas anatômicas humana (e.g., Stieve, 1949; IANC, 1966, 1977; Becker, 1977), veterinária (ICVAN, 1973) e aviana (Baumel *et al.*, 1979) nunca foram realizadas. Siebenrock (1897), Parsons & Williams (1961) e Gaffney (1972, 1979b) em seus trabalhos sobre anatomia craniana de quelônios não seguiram nenhum padrão hierárquico similar ao usado nos compêndios anatômicos supracitados.

Walker (1973), em um estudo miológico sobre o aparelho locomotor de quelônios, publicou figuras mostrando as áreas de inserção muscular (impressões) onde pode-se observar uma nomenclatura osteológica para os ossos do esqueleto apendicular, porém utilizando uma nomenclatura direcional tradicional (anterior x posterior). Na descrição dos ossos dos estilópodos (est. 1),

optou-se por seguir a terminologia de Walker (1973) e o direcionamento de Baumel *et al.* (1979).

Em relação à anatomia do casco, os termos encontrados na literatura seguem praticamente padrões pessoais em conformidade com a língua materna dos autores, não havendo uniformização de termos mais específicos.

Os termos anatômicos latinos cranianos de Gaffney (1972, 1979b) e Bour & Pauler (1987) foram utilizados porém, uma vez mais, seguindo o direcionamento de Baumel *et al.* (1979). Por outro lado, alguns termos tiveram de ser criados e são definidos no capítulo 8.

Exceto o crânio, nunca os quelíidas foram analisados anatomicamente, a fim de se caracterizarem apomorfias e plesiomorfias. O conhecimento sobre o esqueleto pós-craniano resume-se aos trabalhos descritivos das diversas espécies, onde costuras e suturas, por vezes, são descritas. Por sua vez, o conhecimento sobre a osteologia da cavidade visceral do casco e do esqueleto apendicular são praticamente nulos.

O autor está finalizando uma listagem preliminar de termos latinos para o casco (carapaça e plastrão) de pleurodiras ("Proposição de uma nomenclatura anatômica para o casco de quelônios, baseada em pleurodiras, em especial quelíidas"), baseado em linhas gerais em Baumel *et al.* (1979) com a maioria das traduções para o português segundo Becker (1977). O capítulo 8 é uma preliminar deste trabalho e trata destes termos, auxiliando o leitor.

O termo topográfico "anal" foi abandonado, em virtude da ausência de ânus em quelônios. Optou-se pelo termo "caudal". Uma proposição nova foi a forma de denominação de costuras e suturas. Decidiu-se pela aglutinação em ordem alfabética dos nomes e dos

números das escamas e ossos envolvidos (est. 3 e 4). As costuras e suturas obedecem a um padrão geral, mas variações entre os táxons, e mesmo entre indivíduos co-específicos, obriga a definí-las conforme forem os casos.

2.2. Preparação do material fóssil

Sem apresentar grandes problemas devido ao fato da rocha-matriz ser um lamito pouco consolidado. A maior parte do material já se achava extraída da rocha-matriz e caso se necessitasse de limpeza em certas estruturas, bastava um rápido umedecimento e o sedimento tornava-se mole. Por meio de agulhas e uma escova-de-dentes conseguiu-se um ótimo resultado. As porções quebradas dos ossos foram coladas com "Superbonder" (composição à base de cianoacrilato e solúvel em acetona 100%), e na montagem de carapaças e plastrões utilizou-se "massa-de-vidraceiro" para completar os espaços vazios e fortalecer toda a peça.

2.3. Preparação de moldes em resina

Como impressões fósseis são o animal em negativo, objetivou-se reproduzir o animal no positivo utilizando resina de poliéster para facilitar o estudo. Como a resina de poliéster é rígida, duas gerações intermediárias (uma de molde e outra de contramolde) foram necessárias.

Nestes anos de estudos muitas pessoas foram consultadas sobre a melhor técnica para a reprodução de impressões em borracha de silicone e resina de poliéster. Foram muitas tentativas infrutíferas ou com pouco êxito. A rocha-matriz (lamito) que formava as impressões fugia completamente de qualquer experiência

anterior de tais consultores. Mas finalmente moldes confiáveis foram feitos. O maior problema foi a dificuldade de se isolar as impressões da borracha de silicone.

Informações obtidas segeriram isolar a impressão fóssil (lamito) da borracha de silicone, visando a confecção do molde, com: vaselina líquida (desastroso), vaselina sólida (melhor) ou cera doméstica (excelente).

O contramolde foi feito utilizando-se borracha de silicone diretamente sobre borracha de silicone, sem qualquer isolante.

Após o contramolde, utilizou-se diretamente resina de poliéster sobre o silicone (também sem qualquer isolante) para a confecção do "contra-contramolde" (terceira geração de molde, em resina de poliéster), com resultados satisfatórios.

Feito o "contra-contramolde", suturas e ossos dos esqueletos apendicular e axial foram delineados à nanquim preto e sulcos dérmicos à nanquim branco.

Para a confecção das diversas gerações dos moldes, utilizou-se a resina T-208 fabricada pela Reforplás Indústria e Comércio Ltda. e dois tipos de silicone: RTV-328 também fabricado pela Reforplás Indústria e Comércio Ltda., e Q4-4826 fabricado pela DOW CORNING do Brasil Ltda.. O tipo Q4-4826 é mais consistente, sendo o mais recomendado, dentro da experiência aqui adquirida.

2.4. Preparação do material recente

O material recente foi preparado através de coleópteros necrófagos *Dermestes*. Após a limpeza, os ossos foram liberados de lipídios mergulhando-os em um alcão qualquer, sendo utilizada a gasolina. Depois da extração dos lipídios, finalizava-se com

peróxido de hidrogênio (H₂O₂) a 60 volumes, para seu branqueamento. Peróxido de hidrogênio de volume mais alto não é recomendado, pois causa bolhas nos ossos do casco.

2.5. Siglas, abreviações e definições

As siglas e abreviações utilizadas no texto são relacionadas a seguir. Certos termos merecem definições, seja pelo uso pouco comum na literatura ou por significados, às vezes contraditórios, de certos nomes latinos utilizados por diferentes autores.

2.5.1. Siglas

CINZ: Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (*International Code of Zoological Nomenclature*; ICZN, 1985).

DGM: Seção de Paleontologia, Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro; [R] Coleção Paleo-herpetológica; [RR] Coleção Herpetológica.

EEK: Edio-Ernst Kischlat, coleção privativa, Rio de Janeiro.

MNRJ: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; [V] Coleção Paleontológica de Vertebrados; [H] Coleção Herpetológica.

MZUSP: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

RRS: Roberto da Rocha-e-Silva, coleção privativa, Belfort Roxo.

2.5.2. Abreviações

est.: estampa.

fig.: figura.

p.: página.

tab.: tabela.

2.5.3. Definições

Cinturões eqüiéccios: reunião de áreas de mesmo ambiente, do latim *aequus* = igual, e do grego *oikìa* = casa, habitação.

Inabresia: termo proposto por Jeannel (1942) *fide* Laurent (1979) para a África e o Brasil.

Nomen dubium: nome (= material) não diagnóstico para o binômio como originalmente proposto, embora permaneça disponível (= *species inquirenda*) (*fide* Mones, 1989).

Nomen illegitimum: nome proposto em substituição a um outro mais antigo ainda disponível, tornando-se um sinônimo-júnior (*fide* Mones, 1986). O CINZ prevê este caso no artigo 67h todavia sem esta denominação.

Nomen nudum: nome cujo material em que foi baseado não foi definido, descrito ou figurado, estando indisponível até sua definição ou descrição ou figuração, sendo sua autoria e data quando no ato de disponibilidade (ICNZ, 1985:260).

Nomen nullum: nome grafado com uma alteração não intencional (*fide* Moore, 1955) sendo um nome indisponível. Está previsto no artigo 33c do CINZ mas não com esta denominação.

2.6. Relação do material fóssil estudado

a. Material: impressões dorsais e ventrais do casco, compreendendo a superfície dorsal da carapaça, a superfície

ventral da porção caudal da mesma, a superfície ventral da porção cranial do casco e alguns ossos do mesmo (DGM 300-R).

Localidade: mina Nossa Senhora da Guia, município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletores: P. Erichsen & H. Lucas, em outubro de 1941.

- b. Material: carapaça e plastrão parcialmente completos, um arco de vértebra cervical, impressão de uma tíbia e algumas falanges (DGM 301-R).

Localidade: mina Nossa Senhora da Guia, município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Doador: A.T. Pombo, em 21 de novembro de 1944.

- c. Material: impressão ventral e ossos de carapaça incompleta de juvenil (DGM 302-R).

Localidade: mina do Panal, município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Doador: F.F.M.A. Cajado, em 4 de junho de 1945.

- d. Material: carapaça e plastrão virtualmente completos (DGM 1472-R).

Localidade: município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletor: desconhecido.

- e. Material: úmero e ossos de carapaça e plastrão (DGM 1482-R, ex 453ab-LE).

Localidade: fazenda Santa Fé, bairro do Padre Eterno, município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: na argila bentonítica, formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletor: H.M.F. de Alvarenga, entre 1977 e 1978.

- f. Material: cinco fragmentos de carapaça e plastrão (DGM 1483-R, ex 453c-LE).

Localidade: fazenda Santa Fé, bairro do Padre Eterno, município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: na argila bentonítica, formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletor: H.M.F. de Alvarenga, entre 1977 e 1978.

- g. Material: restos de plastrão, fragmentos de crânio e mandíbula, arco de vértebra cervical e falanges (DGM 1484-R, ex 763-LE).

Localidade: mina Nossa Senhora da Guia, município de Tremembé, estado de São Paulo.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletor: M. Hamzagic, em data desconhecida.

- h. Material: impressões dorsal e ventral do casco, impressões e centenas de fragmentos de ossos das cinturas, dos estilópodos, dos zeugópodos e dos autópodos (DGM 1485-R, ex 764-LE).

Localidade: desconhecida.

Horizonte: formação ?Tremembé.

Coletor: desconhecido.

- i. Material: impressão ventral do casco, fragmentos de ossos da carapaça e plastrão quase completo, ossos da cintura pélvica e do zeugópodo (MNRJ 1313-V).

Localidade: município de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil.

Horizonte: formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Coletor: desconhecido.

2.7. Relação do material recente consultado

Os espécimens de *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)*⁽¹⁾ pertencentes a *Phrynops depressus*, *P. geoffroanus*, *P. viridis*, *P. waglerii* e *P. tuberosus* foram identificados provisoriamente levando-se em consideração apenas a distribuição geográfica de acordo com as bacias hidrográficas, devido a pouca amostragem (embora existindo uma quantidade relativa grande de filhotes). Por outro lado, procurou-se identificar as formas provavelmente novas, com nomes referentes a estados ("*matogrossensis*" e "*fluminensis*") ou regiões brasileiras ("*nordestinensis*") de maneira totalmente informal e didática.

A maioria das latitudes e longitudes dos registros foi retirada de Bartholomew *et al.* (1987), utilizando-se o mesmo modo de grafia. As localidades entre aspas demonstram que não foi possível, até o momento, localizá-las com coordenadas geográficas.

Família Chelidae

- a. *Platemys (Platemys) platycephala*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 330; indeterminado: DGM(RR) 332. Amazonas: Benjamin Constant (4.23S 69.59W): MNRJ(H) 1043-5, 1066-8, 2418-9; Borba (4.39S 59.35W): MNRJ(H) 2406. Pará: "Aurá", Belém (1.27S 48.29W): MNRJ(H) 1046-8. Estado indeterminado: DGM(RR) 124.
- b. *Platemys (Acanthochelys) (radiolata) radiolata*. Espírito Santo: Linhares (19.22S 40.04W): MNRJ(H) 3809-10; Santa Tereza (19.55S 40.36W): MNRJ(H) 1052-9. Rio de Janeiro: ilha de Cabo

1)

A categoria superespécie está prevista no artigo 6b do CINZ como sendo um agregado de espécies dentro de um táxon do grupo gênero ("...to denote an aggregate of species within a genus-group taxon..."). O termo "superespécie" ("*superspecies*") está inclusive grafado e não há qualquer relação deste com o termo "aloespécie", sendo apenas a reunião de certas espécies em detrimento de outras, sem qualquer contexto biogeográfico. O nome superespecífico deve vir entre parênteses ("(" e ")") e entre o nome do grupo-gênero e o da espécie.

- Frio (23.00S 41.59W): MNRJ(H) 3803; Barra da Tijuca (23.01S 43.18W): MNRJ(H) 1050, 2485-6; Cabo Frio (22.51S 42.03W): MNRJ(H) 3811; Nova Iguaçu (22.45S 43.28W): DGM(RR) 010; Grussaí (21.42S 41.02W): MNRJ(H) 2488-90; ilha de Santana (22.25S 41.44W): MNRJ(H) 3805; Jacarepaguá (22.56S 43.22W): MNRJ(H) 2415; Maricá (22.55S 42.49W): EEK 056-7, MNRJ(H) 3806-7; Niterói (22.54S 43.06W): MNRJ(H) 3812; Rio de Janeiro (22.53S 43.17W): MNRJ(H) 3808; indeterminado: DGM(RR) 137. Estado indeterminado: DGM(RR) 172-3, 250, MNRJ(H) 3804; Região Nordeste: RRS 009, 013.
- c. *Platemys (Acanthochelys) (radiolata) macrocephala*. Estado indeterminado: MZUSP 3069.
- d. *Platemys (Acanthochelys) (spixii) spixii*⁽²⁾. Distrito Federal: Brasília (15.45S 47.57W): MNRJ(H) 3814. Minas Gerais: Lagoa Santa (19.39S 43.44W): MNRJ(H) 1397-8; Patos de Minas (18.35S 46.32W): DGM(RR) 333. Santa Catarina: São José (27.35S 48.40W): DGM(RR) 050. São Paulo: Piraju (23.10S 49.21W): MNRJ(H) 3813; Sorocaba (23.29S 47.27W): RRS 027. Estado indeterminado: DGM(RR) 334, MNRJ(H) 3829, RRS 020.
- e. *Phrynops (Mesoclemmys) gibbus*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 311-2, 331; "Primavera": DGM(RR) 309-10. Alagoas: indeterminado: MNRJ(H) s/n°. Amazonas: Benjamin Constant (4.23S 69.59W): MNRJ(H) 0015. Maranhão: Pastos Bons (6.33S 44.04): DGM(RR) 319, 328. Piauí: Floriano (6.45S 46.00W): DGM(RR) 041, 043.

2)

Bour & Pauler (1987) afirmam que *Emys aspera* Gray, 1831, pode ser sinônimo-sênior de *Platemys spixii* Duméril & Bibron, 1835. Desta forma o nome "*aspera*" tem prioridade sobre "*spixii*" nos nomes da superespécie e da espécie.

- f. *Phrynops (Mesoclemmys) vanderhaegei*⁽³⁾. Minas Gerais:
"Medanha": MNRJ(H) 3822; Peirópolis (19.44S 47.45W): DGM(RR)
180, 317; Uberaba (19.47S 47.57W): DGM(RR)
- g. *Phrynops (Mesoclemmys) hogei*. Espírito Santo: indeterminado:
MNRJ(H) 3815 (ex RRS 022). Rio de Janeiro: Campos (21.46S
41.21W): MNRJ(H) 1051, RRS 001; Pinheiral (22.31S 43.59W):
DGM(RR) 134-5, 140, 142, 158-9; Volta Redonda (22.31S 44.05W):
MNRJ(H) 3841; indeterminado: MNRJ(H) 3816-8.
- h. *Phrynops (Batrachemys) tuberculatus*. Bahia: Barreiras (12.09S
45.58W): MNRJ(H) 2457, 2460-1; Bom Jesus da Lapa (13.16S
43.23W): MNRJ(H) 2462; Curaçá (8.59S 39.54W): DGM(RR) 166;
indeterminado: RRS 004. Ceará: Limoeiro do Norte (5.08S
38.06W): MNRJ(H) 3825. Maranhão: indeterminado: DGM(RR) 320.
Minas Gerais: Pirapora (17.20S 44.54W): MNRJ(H) 2458-9.
Paraíba: Souza (6.45S 38.14W): EEK 433; Taperoá (7.12S
37.46W): DGM(RR) 167-8. Pernambuco: ilha de Itamaracá (7.45S
34.45W): DGM(RR) 329; Pesqueira (8.24S 36.38W): MNRJ(H)
1060-4; Recife (8.06S 35.53W): MNRJ(H) 3820-1. Piauí:
Palmeirais (5.58S 43.05W): DGM(RR) 163. Estado indeterminado:
DGM(RR) 253, MNRJ(H) 3819, 3823-4.
- i. *Phrynops (Batrachemys) raniceps*. Amazonas: Benjamin Constant
(4.23S 69.59W): MNRJ(H) 1069-70, 2423, 3575.
- j. *Phrynops (Batrachemys) nasutus*. Amapá: Mazagão (0.07S 51.16W):
DGM(RR) 321.
- k. *Phrynops (Batrachemys) "matogrossensis"*. Mato Grosso: Chapada
dos Guimarães (15.20S 55.44W): MNRJ(H) 3532-3.

³⁾ Bour & Pauler (1987) listam *Phrynops schoepfii* Diesing, 1840, na sinonímia de *Phrynops tuberculatus vanderhaegei* Bour, 1973. *Testudo schoepfii* Fitzinger, 1826, é *nomen nudum*. Rhodin et al. (1984), na descrição de *Platemys macrocephala*, citam que um dos síntipos de *T. schoepfii* é um *P. macrocephala* e o outro é um *Phrynops vanderhaegei*. Caso Diesing (1840) tenha realmente tornado disponível o nome de Fitzinger (1826), e após a dissociação da série-tipo, "*schoepfii*" terá preferência sobre "*vanderhaegei*" pois "*macrocephala*" é mais moderno.

- l. *Phrynopis (Phrynopis) (rufipes) rufipes*. Amazonas: Carauari (4.55S 66.57W): MNRJ(H) 3144, 3527.
- m. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) williamsi*. Paraná: Curitiba⁽⁴⁾ (25.25S 49.15W): RRS 003-5. Santa Catarina: Criciúma (28.45S 49.25W): DGM(RR) 001; Tubarão (28.29S 49.00W): MNRJ(H) 3146.
- n. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) hilarii*. Rio Grande do Sul: Porto Alegre (30.03S 51.10W): DGM(RR) 264-5. Estado indeterminado: MNRJ(H) 3842-3, MZUSP 1038, 1055, RRS 019.
- o. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) geoffroanus*. Mato Grosso: Porto Esperidião (15.50S 58.28W): MNRJ(H) 0025-6; São Lourenço (16.37S 55.02W): MNRJ(H) 0028; São Luiz de Cáceres (16.05S 57.40W): MNRJ(H) 0027. Mato Grosso do Sul: Corumbá (19.00S 57.35W): MNRJ(H) s/nº. São Paulo: Colômbia (20.11S 48.45W): DGM(RR) 177.
- p. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) waglerii*. Bahia: Barra (11.06S 43.15W): MNRJ(H) 2435. Minas Gerais: Abaeté (19.10S 45.24W): MNRJ(H) 0058-9; Coromandel (18.27S 47.13W): MNRJ(H) 3851-2; Furnas (20.40S 46.22W): DGM(RR) 169, 372-4; Pirapora (17.20S 44.54W): MNRJ(H) 2426-9, 2432-3, 2436, 2438-9, 2453-6; Coronel Murta (16.37S 42.11W): MNRJ(H) 3855-6; Anacleto (20.02S 46.22W): MNRJ(H) 2445; Três Marias (18.15S 45.15W): MNRJ(H) 3853. São Paulo: Colômbia (20.11S 48.45W): DGM(RR) 179. Estado indeterminado: DGM(RR) 171.
- q. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) tuberosus*. Distrito Federal: Brasília (15.45S 47.57W): MNRJ(H) 3854. Goiás: Nova Roma (13.39S 45.55W): MNRJ(H) 0174. Mato Grosso: Chavantina (14.45S

4)

As localidades assim assinaladas mostram que, embora constando na etiqueta do espécimen, existem dúvidas sobre a sua procedência. Esta ou pode ser anômala ou poderia o espécimen ter sido introduzido e depois capturado ou ter a localidade sido erroneamente assinalada.

- 52.20W): MNRJ(H) 3147; Jacaré (12.02S 53.25W): MNRJ(H) 2420, 2928. Estado indeterminado: MNRJ(H) 3857, RRS 016.
- r. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) depressus*. Espírito Santo: Santa Tereza (19.55S 40.36W): MNRJ(H) 3862-3. Minas Gerais: Manhuaçu (20.15S 42.02W): RRS s/n°.
- s. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) viridis*. Bahia: Barreiras (12.09S 45.58W): MNRJ(H) 2434, 2437, 2440-4, 2446-52; Bom Jesus da Lapa (13.16S 43.23W): MNRJ(H) 2430-1; Juazeiro (9.25S 40.30W): MNRJ(H) 2425; indeterminado: RRS 003, 012.
- t. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) "nordestinensis"*. Alagoas: Matriz de Camarajibe (9.09S 35.31W): MNRJ(H) 3838-40. Ceará: Oróz (5.15S 38.52W): MNRJ(H) 2424. Goiás⁽⁴⁾: indeterminado: MNRJ(H) s/n°. Paraíba: Antenor Navarro (6.44S 38.27W): EEK 428-32. Pernambuco: Recife (8.06S 35.53W): MNRJ(H) 3830-1. Piauí: indeterminado: DGM(RR) 042, 327. Rio Grande do Norte: Mossoró (05.10S 37.18W): DGM(RR) 322-4, 326. Estado indeterminado: DGM(RR) 318, MNRJ(H) 3832-7.
- u. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) "fluminensis"*. Rio de Janeiro: Pinheiral (22.51S 43.59W): DGM(RR) 138-9; indeterminado: MNRJ(H) 3858-60. Estado indeterminado: MNRJ(H) 3850, 3861.
- v. *Phrynopis (Phrynopis) (geoffroanus) spp.* indet.. Estado indeterminado: DGM(RR) 164, 249, 252, MNRJ(H) 1531, 3145, 3844-9, 3865-8.
- x. *Chelus fimbriatus*. Amazonas: Benjamin Constant (4.23S 69.59W): MNRJ(H) 0016; indeterminado: MNRJ(H) 0024. Goiás: indeterminado: MNRJ(H) 0054. Mato Grosso: Barra do Tapirapé (10.41S 50.38W): MNRJ(H) 0017-8. Pará: Belém (1.27S 48.29W): DGM(RR) 285; indeterminado: DGM(RR) 052. Estado indeterminado: DGM(RR) 181, MNRJ(H) 3796-802.

- y. *Hydromedusa tectifera*. Goiás⁽⁴⁾: indeterminado: MNRJ(H) 0007. Paraná: "Vila Velha": DGM(RR) 048; indeterminado: EEK s/n°. Pernambuco: Pesqueira⁽⁴⁾ (8.24S 36.38W): MNRJ(H) 0010. Rio de Janeiro: Duque de Caxias (22.45S 43.19W): MNRJ(H) 1049, 2483; Niterói⁽⁴⁾ (22.54S 43.06W): MNRJ(H) 3792. Rio Grande do Sul: Bagé (31.22S 54.06W): DGM(RR) 040; Pinheiros (29.47S 52.44W): DGM(RR) 035-7; Santa Maria (29.41S 53.48W): DGM(RR) 008-9. Santa Catarina: Florianópolis (27.35S 48.31W): DGM(RR) 049. São Paulo: Juquiá (24.18S 47.36W): DGM(RR) 165; Pinheiros (20.59S 47.11W): MNRJ(H) 3498; indeterminado: DGM(RR) 006. Estado indeterminado: DGM(RR) 038, MNRJ(H) 3793-5; RRS 002, 008.
- z. *Hydromedusa maximiliani*. Espírito Santo: Santa Teresa (19.55S 40.36W): MNRJ(H) 2411-2; indeterminado: DGM(RR) 053. Minas Gerais: Além Paraíba (21.49S 42.36W): MNRJ(H) 2410; Uberaba⁽⁴⁾ (19.47S 47.57W): DGM(RR) 176. Rio de Janeiro: Barra da Tijuca (23.01S 43.18W): MNRJ(H) 2484; Cordeiro (22.02S 42.22W): DGM(RR) 182; Duque de Caxias (22.45S 43.19W): MNRJ(H) 2422; Itatiaia (22.30S 44.34W): RRS 018; Magé (22.37S 43.03W): MNRJ(H) 3789, 3828 (ex RRS 026), RRS 023-4; Paratí (23.15S 44.42W): MNRJ(H) 0037, 0042-5, 0050-1; praia do Flamengo (22.55S 43.10W): DGM(RR) 044; Teresópolis (22.27S 42.59W): DGM(RR) 272, MNRJ(H) 0033-6, 0046-9, 3787; Trajano de Moraes (22.04S 42.04W): DGM(RR) 251. Estado indeterminado: MNRJ(H) 2409, 3784-6, 3788, 3790-1, 3826-7.

Família Podocnemididae

- a. *Erymnochelys madagascariensis*. Malgaxe: Madagascar (indeterminado): DGM(RR) 279.
- b. *Peltocephalus dumerilianus*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 366. Amazonas: Tefé (3.24S 64.45W): DGM(RR)

273. Pará: Oriximiná (1.45S 55.50W): DGM(RR) 360-1; Santarém (2.26S 54.41W): DGM(RR) 353-4.
- c. *Podocnemis erythrocephala*. Amazonas: Barcelos (0.59S 62.58W): DGM(RR) 221, 223; indeterminado: MNRJ(H) 3539, 3745. Estado indeterminado: DGM(RR) 045.
- d. *Podocnemis expansa*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 185-6, 237, 240, 242, 277, 356; indeterminado: DGM(RR) 184. Amazonas: indeterminado: MNRJ(H) 1072, 3751-62. Goiás: indeterminado: MNRJ(H) 0052. Mato Grosso: Barra do Tapirapé (10.41S 50.38W): MNRJ(H) 1071. Pará: Santarém (2.26S 54.41W): DGM(RR) 355; "Senador José Porfírio": MNRJ(H) 3771-2. Estado indeterminado: DGM(RR) 047, 123, 183, 234-6, 243, 276, MNRJ(H) 3741-3, 3748-50, 3770, 3774 (ex RRS 030), 3775 (ex RRS 028), 3776, 3782.
- e. *Podocnemis lewyana*, Colômbia: Córdoba: "Ciénega de Betancí": DGM(RR) 283.
- f. *Podocnemis sextuberculata*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 187-9, 196-9, 359; Foz do Breu (9.21S 72.46W): DGM(RR) 357; Taumaturgo (8.54S 72.51W): DGM(RR) 193-5, 202; indeterminado: DGM(RR) 191, 358. Amazonas: Conceição do Araguaia (8.15S 49.15W): DGM(RR) 192; Humaitá (7.33S 63.01W): DGM(RR) 280; Manaus (3.08S 60.01W): MNRJ(H) 3435; Tefé (3.24S 64.45W): DGM(RR) 190. Mato Grosso: indeterminado: MNRJ(H) 3783. Estado indeterminado: MNRJ(H) s/nº (ex RRS 031).
- g. *Podocnemis vogli*. Colômbia: Meta: Villavicencio (4.09N 73.38W): DGM(RR) 282.
- h. *Podocnemis unifilis*. Acre: Cruzeiro do Sul (7.40S 72.39W): DGM(RR) 206-10, 225, 227-8, 230, 232-3, 238-9, 241; São João (9.06S 72.40W): DGM(RR) 362-3; Taumaturgo (8.54S 72.51W):

DGM(RR) 200-1, 203, 217, 219-20, 231, 284; indeterminado: DGM(RR) 211-6, 281. Amazonas: Borba (4.24S 59.35W): MNRJ(H) 2404-5; Carauari (4.52S 66.54W): MNRJ(H) 4060; indeterminado: DGM(RR) 003, 224. Goiás: Aruanã (14.54S 51.05W): DGM(RR) 160-1, 204-5, 218, 222, 271; entre a "UHE Cana Brava e a UHE São Félix": MNRJ(H) 3738-9. Mato Grosso: Barra do Tapirapé (10.41S 50.38W): MNRJ(H) 1073, 3765-8; Jacaré (15.16S 57.42W): MNRJ(H) 2463, 3746; "Parque Nacional do Xingu": MNRJ(H) 3747; indeterminado: MNRJ(H) 0029. Pará: Cachoeira do Arari (1.00S 48.58W): DGM(RR) 364-5; "Monte Dourado": MNRJ(H) 3729-37; Tucuruí (3.42S 49.27W): MNRJ(H) 3769. Estado indeterminado: DGM(RR) 226, 229, 244-6, MNRJ(H) 3740, 3744, 3763-4, 3777-81; "Cariúna": MNRJ(H) 3773.

Família Pelomedusidae

- a. *Pelomedusa subrufa subrufa*. Quênia: Coast: Voi (3.23S 38.25E): DGM(RR) 096.
- b. *Pelusios castaneus*. Indeterminado (África ocidental): DGM(RR) 352.
- c. *Pelusios gabonensis*. Indeterminado (África): DGM(RR) 095.
- d. *Pelusios williamsi*. Quênia: Western: Kakamega (17.00N 34.47E): DGM(RR) 094.

3. RESUMO SISTEMÁTICO

3.1. Considerações taxonômicas

Ordem *Chelonii* Brongniart, 1800

Subordem *Casichelydia* Gaffney, 1975

Infra-ordem *Pleurodira* Cope, 1865

Superfamília *Cheloidea* Lindholm, 1929 (1825)

Família *Chelidae* Lindholm, 1929 (1825)

Tartarugas, jabutis e cágados são nomes coloquialmente utilizados em português na denominação do grupo de vertebrados tetrápodes ectotérmicos possuidores de uma caixa óssea envolvendo o corpo. Bour & Dubois (1985) mostraram que, excetuando-se a literatura pré-lineana, foi primeiramente Linnaeus (1758) quem denominou esse grupo sob o nome (gênero) *Testudo*. Embora tenha usado os nomes "*Testudines*" (p. 196), "*Testudine*" (p. 198) e "*Testudinibus*" (p. 199), tais termos apenas representaram declinações do nome *Testudo*, não tendo qualquer conotação de táxon supragenérico. Na verdade o autor do grupo dos quelônios é Brongniart (1800) que, embora grafando em francês ("*Chéloniens*"), diagnosticou o grupo referindo-o à categoria de ordem (gênero-tipo, por monotipia, *Testudo* Linnaeus, 1758). Latreille (1800) foi o primeiro a grafar "*Chéloniens*" na forma latina ("*Chelonii*").

Gaffney (1975b) por meio de uma análise cladística visando a filogenia e classificação dos quelônios, propôs uma grande dicotomia separando o gênero triássico europeu *Proganochelys* de todos os demais quelônios baseando-se na anatomia craniana. Todos

os quelônios, exceto *Proganochelys*, são classificados na subordem Casiquelydia (gênero-tipo, por designação subsequente de Bour & Dubois, 1985, *Testudo* Linnaeus, 1758).

Duméril & Bibron (1835) foram os primeiros a diferenciarem duas linhagens em quelônios recentes em relação à retração do pescoço: os retratores verticais ("*Criptodères*") e os retratores laterais ("*Pleurodères*"), embora grafando estes nomes em francês e designando-os sob a categoria de subfamília. Posteriormente, Agassiz (1857:335) utilizou o nome "*Pleurodères*" como grupo ("*group*") e Cope (1864:181) utilizou uma tradução de "*Pleurodère*" para o inglês ("*Pleurodera*"), contudo sem designar qualquer categoria. Desta forma, estes nomes não são válidos para a autoria do nome "*Pleurodira*" numa categoria do grupo-ordem.

Cope (1865:186) foi quem primeiro latinizou e designou, ainda que de maneira ambígua, este nome a uma categoria do grupo-ordem, empregando "*Pleurodira*" como ordem ou subordem ("*order or suborder*"). Em Cope (1865:185) fica claro que "*Pleurodera*" utilizado por Cope (1864:181) na verdade é uma tradução de "*Pleurodère*" para o inglês, pois foi empregado informalmente dentro do texto em inglês, sendo que logo após (p. 186), foi usado na forma latina ("*Pleurodira*"), formalmente. Gray (1870:070) foi o primeiro a designar explicitamente o nome "*Pleurodira*" sob a categoria de subordem, ainda que grafando-o sob a forma "*Pleuroderes*". Deste modo, o primeiro autor do nome pleurodira para uma categoria do grupo-ordem foi Cope (1865) (gênero-tipo, por designação subsequente de Bour & Dubois, 1985, *Pelomedusa* Wagler, 1830).

Conquanto seja muito fácil distinguir um pleurodira de um criptodira ao examinarem-se formas atuais por meio da mecânica de

retração do pescoço, à medida que se percorre o registro fóssil, observa-se que essas especializações não são encontradas. Gaffney (1975b) mostra que em casiquelídias primitivos não havia retração do pescoço, todavia por meio da análise cladística baseada na anatomia craniana pode-se separar duas linhagens. Estas linhagens desenvolveram mecânicas independentes de retração de pescoço, dando origem aos criptodiras por um lado e aos pleurodiras por outro. Uma característica muito útil para se separarem os pleurodiras de criptodiras em relação à anatomia do casco é a fusão da pelve tanto na carapaça quanto no plastrão. Durante muito tempo diferenciaram-se dois grupos de pleurodiras baseando-se na presença ou ausência de mesoplastrões no plastrão. Os possuidores de mesoplastrões foram denominados de "pelomedúsidas" e os não possuidores de "quélidas".

Broin (1988), Gaffney & Meylan (1988) e Gaffney (1988), em análises cladísticas, reconheceram dois grandes grupos de "pelomedúsidas" (fig. 1): Podocnemididae Cope, 1868, e Pelomedusidae Cope, 1868 (*sensu stricto*). Pode-se reunir estas duas famílias empregando o nome Pelomedusoidea proposto por Lindholm (1929). Os pelomedusóideos são o grupo-irmão dos quélidas.

A história do nome "*Chelidae*" é um pouco complicada e deve ser seguida passo a passo.

Cuvier (1817:014) propôs o nome "*Chelides*" para o subgênero *Chelys* (referido a Duméril, 1806a) sem conotação de táxon supragenérico (*Chelys* estava incluso no gênero *Testudo* Linnaeus, 1758) e apenas com significado meramente plural, não respondendo às exigências do artigo 11f(iii)(2) do CINZ.

A família *Chelidae* foi primeiramente proposta por Gray (1825:211) como "*Chelidina*", não sendo explicitada sua categoria,

todavia sendo inferior à família e superior à gênero. Compreendia apenas um gênero monotípico: *Chelys*, então referido a Duméril (1806a). "*Chelidina*" estava inclusa na família Emydidae em paralelo aos "*Emydina*".

O radical do gênero-tipo, *Chelys*, é *Chelyd-* (*fide* D. de A. Campos, observação pessoal), sendo declinado da mesma forma que o nome *Emys*, ou seja, *Emys* declina-se em "*Emydina*" e *Chelys* em "*Chelydina*". Realmente, Gray (1825) enganou-se em grafar o nome "*Chelidina*" com "i" em vez de "y"; o correto deveria ser "*Chelydina*". Posteriormente Gray (1844:003) grafou o radical corretamente ("*Chelydidae*"), embora já tratando-o sob a categoria de família. Daí por diante a família foi tratada como "*Chelydidae*" por diversos autores (*e.g.*; Gray, 1855, 1864, 1870, 1872b; Boulenger, 1888, 1889; Baur, 1888; Lydekker, 1887; Ogilby, 1905; Siebenrock, 1907). Todavia, Lydekker (1889) questionou o radical, argumentando que o correto deveria ser *Chely-* e o nome da família deveria ser "*Chelyidae*", sendo seguido por alguns autores (*e.g.*; Baur, 1893; Siebenrock, 1909; Romer, 1956).

Chelys é uma palavra grega (*fide* D. de A. Campos, observação pessoal). Infelizmente, o trabalho de Duméril (1806a) não foi localizado, embora Zug (1977), ao consultar Duméril (1806b), uma edição em alemão, afirme que *Chelys* fora utilizada no texto em alemão com a tradução em latim (*Chelus*) entre parênteses. A palavra *Chelys* é listada no índice em alemão e *Chelus* no índice em latim. Parte-se do princípio de que a edição original em francês (Duméril, 1806a) siga a mesma disposição, com *Chelys* utilizada no texto em francês com a tradução em latim (*Chelus*) entre parênteses. Desta forma, embora *Chelys* seja uma palavra grega, ela

foi utilizada em contextos francês e alemão, nas edições em francês e em alemão, respectivamente.

Considera-se então que *Chelys*, embora palavra grega, foi utilizada como estrangeirismos francês e alemão, respectivamente, nas duas edições. Chega-se então à mesma conclusão de Zug (1977), ou seja, de que o nome em latim (*Chelus*) seja realmente o nome válido proposto no trabalho de Duméril (1806a) (espécie-tipo, por monotipia, *Testudo fimbriata* Schneider, 1783), estando de acordo com o artigo 11b(i) do CINZ que estipula que um nome disponível deve ser em latim ou palavra latinizada.

Oppel (1811) foi o primeiro a utilizar incorretamente o nome *Chelys*, inclusive referindo-se a A.-M.-C. Duméril como o autor, em um texto totalmente em latim. A única espécie tratada é *Chelys matamata*, referida por ele também a Duméril (1806a). Na verdade *Testudo matamata* é de Bruguière (1792). Desta forma, à medida que diagnosticava *Chelys* e indicava apenas uma espécie (não mencionando qualquer sinonímia), oficializava-se, involuntariamente, *Chelys* como um novo gênero (espécie-tipo, por monotipia, *Testudo matamata* Bruguière, 1792). *Chelys* Oppel, 1811, é um nome válido baseando-se nos artigos 33b(iii), 56b e 68d do CINZ. O fato da espécie-tipo ter sua autoria grafada erradamente pouco significa segundo o artigo 67f.

O material-tipo de *Testudo fimbriata* não foi designado (*fide* Iverson, 1986) e não há referência no trabalho de Bruguière (1792), e em toda a literatura consultada, sobre o material em que se baseou para descrever *Testudo matamata* (a não ser uma ilustração). Ambas as localidades-tipo referem-se à Guiana Francesa, pouco representativas, pois Cayenna era um porto de exportação de animais exóticos (Pritchard & Trebbau, 1984),

podendo ter havido erro na procedência destes espécimens históricos.

Muito já se discutiu na literatura sobre a existência de duas ou mais formas sob o nome *Chelus fimbriatus* (e.g., Duméril & Bibron, 1835; Strauch, 1862; Günther, 1882; Hoge, 1952; Schmidt, 1966; Wood, 1976b), baseando-se na disposição das costuras do plastrão. Pritchard & Trebbau (1984) relatam variações individuais no padrão destas costuras em espécimens de mesma localidade.

Mantendo uma posição prudente, pode-se concluir que *Chelys* Oppel, 1811, é sinônimo-júnior subjetivo de *Chelus* Duméril, 1806. Por sua vez *Chelydina* Gray, 1825, é baseada em *Chelys* Oppel, 1811, e não em *Chelus* Duméril, 1806; embora esteja grafado a autoria do gênero-tipo (*Chelys*) como sendo de Duméril (1806a).

Lindholm (1929), numa revisão de gêneros de quelônios recentes, listou as sinonímias conhecidas na época e tratou *Chelys* Oppel, 1811, como *nomen illegitimum* ("Ersatz") de *Chelus* Duméril, 1806. Concomitantemente, listou-os na "*Familie Chelidae*" sem explicitar o gênero-tipo. Todavia, na medida em que considerou como radical *Chel-*, e não *Chelyd-* ou *Chely-*, para a declinação do nome da família, conclui-se que Lindholm (1929) baseou-se, implicitamente, no nome *Chelus* como sendo o gênero-tipo. Desta forma, Lindholm (1929) trocou o nome da família por causa de sinonímia.

O artigo 40b(i) do CINZ observa que antes de 1961, se um nome de grupo-família é trocado por causa de sinonímia, e a troca do nome tem aceitação geral, deve ser mantido, retendo seu autor original e tomando a precedência sobre o nome trocado, sendo aquele considerado sinônimo-sênior. Após o trabalho de Lindholm (1929) parece que houve aceitação geral de "*Chelidae*" em relação

a "*Chelydidae*", exceto por Romer (1956) que utilizou "*Chelyidae*". Outros autores em trabalhos de abrangência relativamente ampla (e.g.; Rust *et al.*, 1934; Williams, 1950; Wermuth & Mertens, 1961; Romer, 1966; Goode, 1967; Pritchard, 1967, 1979; Młynarski, 1976; Gaffney, 1977; Cann, 1978; Legler & Cann, 1980; Cogger, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984; Carroll, 1988) acataram "*Chelidae*". Desta forma, conclui-se que a troca do nome teve aceitação geral, devendo ser denominado então como a recomendação 40A do CINZ: "*Chelidae* Lindholm, 1929 (1825)".

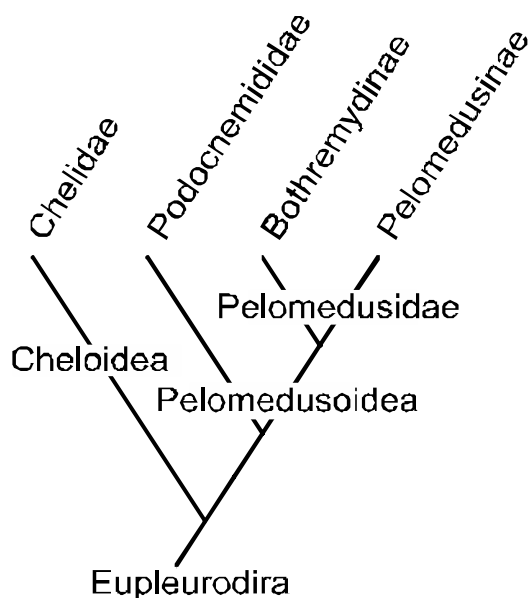


Fig. 1. Relações filogenéticas entre eupleuródiras (modificado de Broin, 1988; Gaffney, 1988 e Gaffney & Meylan, 1988).

De acordo com o material fóssil argentino ainda a ser estudado em profundidade porém já referido à família Chelidae, tanto do Cretáceo (Broin, 1988) como do Neomioceno (Fuente, 1985), pode-se perceber que formas com mesoplastrões, pelo menos as do Neomioceno, foram sincrônicas a formas desprovidas destes ossos (e.g., *Chelus colombianus* do Neomioceno, *apud* Wood, 1976b, ou

Mesomioceno, *apud* Villanueva & Santos, 1989, da Colômbia). Logo, uma linhagem conservadora de mesoplastrões existiu na América do Sul ao lado de uma onde os mesoplastrões já tinham desaparecido. Desta forma, pode-se dar um sentido mais amplo a família Chelidae, denominando-a superfamília Cheloidea, compreendendo duas famílias (linhagens): a típica, Chelidae, sem mesoplastrões e outra, "Parachelidae", possuidora de mesoplastrões. A proposição de "paraquélidas" é totalmente informal, já o nome "Cheloidea" foi utilizado por Fróes (1957) como *nomen illegitimum* de "Pelomedusoidea", então compreendendo as famílias Chelidae e Pelomedusidae. Aqui "Cheloidea" tem uma conotação sensivelmente diferente, aumentando a abrangência do grupo sem precisar redefinir a família Chelidae em relação ao *status* do mesoplastrão e colocando-se numa mesma categoria que seu grupo-irmão: a superfamília Pelomedusoidea.

As superfamílias Cheloidea e Pelomedusoidea formam o grupo denominado por Gaffney & Meylan (1988:164) como "*Eupleurodira*" (sem designação de categoria), baseando-se na ausência de escamas supramarginais e possuidores de mesoplastrões curtos ou ausentes (reverso em *Pelusios*), ou seja, todos os pleurodiras, exceto *Proterochersis* e *Platychelys*, do Triássico e Jurássico europeu, respectivamente.

Gaffney (1977) foi o primeiro a analisar cladisticamente a família Chelidae. Embora com pouca amostragem de seus representantes, com base apenas em formas recentes (o material "paraquélida" ainda era desconhecido, mesmo preliminarmente) e analisando, sobretudo, características anatômicas cranianas, chegou-se a um cladograma (fig. 3) onde não se observa nem uma linhagem australasiana tampouco outra sul-americana.

Família Chelidae Lindholm, 1929 (1825)

Subfamília Pseudemydurinae Gaffney, 1977

Gênero *Pseudemydura* Siebenrock, 1901

Subfamília Chelinae Lindholm, 1929 (1825)

Infra-família Emydurinei Gaffney, 1977

Gênero *Emydura* Bonaparte, 1838

Subgênero *Emydura* Bonaparte, 1838

Subgênero *Elseya* Gray, 1867

Subgênero *Rheodytes* Legler & Cann, 1980

Infra-família Chelinei Lindholm, 1929 (1825)

Tribo Platemydini Gaffney, 1977

Gênero *Platemys* Wagler, 1830

Subgênero *Platemys* Wagler, 1830

Subgênero *Acanthochelys* Gray, 1873

Tribo Chelini Lindholm, 1929 (1825)

Subtribo Phrynopina Bour & Dubois, 1985

Gênero *Phrynops* Wagler, 1830

Subgênero *Phrynops* Wagler, 1830

Subgênero *Batrachemys* Stejneger, 1909

Subgênero *Mesoclemmys* Gray, 1873

Subtribo Chelina Lindholm, 1929 (1825)

Infratribo Chelita Lindholm, 1929 (1825)

Gênero *Chelus* Duméril, 1806

Infratribo Hydromedusita Baur, 1893

Gênero *Hydromedusa* Wagler, 1830

Gênero *Chelodina* Fitzinger, 1826

Fig. 2. Sistema de classificação de Gaffney (1977), com a nomenclatura de Bour & Dubois (1985) e deste trabalho. A disposição dos subgêneros aqui considerados é apenas para fins didáticos, sem conotação de seqüenciação filogenética.

Gaffney (1977) denomina os vários clados com categorias do grupo-família e nomes com sufixos questionados e corrigidos por Bour & Dubois (1985). A classificação seqüencial de Gaffney (1977) (fig. 2) não será aqui seguida. Didaticamente trataremos primeiramente dos gêneros australasianos e posteriormente dos sul-americanos, ou seja, segundo sua distribuição continental atual.

Material fóssil do Mioceno da Antártica potencialmente pode ser um eupleurodira (ou um quelóide) e será também tratado.

Bour & Dubois (1985) corrigiram os sufixos arbitrários não-latinos e as declinações incorretas utilizados por Gaffney (1977) na denominação dos táxons propostos. Porém, passou despercebido a eles que o nome do grupo-família Hydromedusidae pertence a Baur (1893) e não a Gaffney (1977). Deve-se salientar que Gaffney (1977) tratou os subgêneros aqui citados como simples sinônimos-júnior. A disposição destes subgêneros aqui seguida é apenas para fins didáticos, sem conotação de seqüenciação filogenética. Por outro lado o subgênero *Rheodytes*, descrito posteriormente a Gaffney (1977) como gênero por Legler & Cann (1980), foi sinonimizado ao gênero *Emydura* por Broin (1988).

3.2. Formas australasianas

O material fóssil de quelônios australianos foi revisto por Gaffney (1981). Fora a literatura posterior (Burke *et al.*, 1983; Gaffney *et al.*, 1989), o único trabalho que Gaffney (1981) não cita e que compreende quelíidas fósseis é o de Longman (1929).

3.2.1. O gênero *Pseudemydura* Siebenrock, 1901

Gênero monotípico (espécie-tipo, por monotipia, *P. umbrina*) atualmente restrito apenas a duas reservas no sudoeste do continente australiano (Burbidge, 1981, 1983; Groombridge & Wright, 1982). Gaffney (1977) postulou que seria o gênero mais plesiomórfico, tendo incluído-o em uma subfamília à parte (subfamília Pseudemydurinae).

Burbidge *et al.* (1974) postulam uma distribuição pretérita de um suposto ancestral comum de *Pseudemydura*, *Emydura* e *Chelodina*

pela Austrália oriental e setentrional em tempos pré-oligocênicos, período em que o clima era mais úmido que o atual. Conforme o continente australiano tornou-se mais árido, haveria uma fragmentação desta população original e o aparecimento de *Pseudemydura* no sudoeste da Austrália.

Após a descoberta de material fóssil do noroeste do estado de Queensland (Eomioceno a Mesomioceno) descrito por Gaffney *et al.* (1989), conclui-se que ou se trata deste ancestral ou este ancestral nunca existiu, estando o próprio *Pseudemydura* aí distribuído. Este material mostra características autapomórficas de *Pseudemydura*, demonstrando que este gênero tinha uma distribuição muito maior no passado, sendo mesmo compatível com a proposição de Burbidge *et al.* (1974). Pelo cladograma de Gaffney (1977) (fig. 3) pode-se observar que nunca existiu um ancestral comum entre *Pseudemydura*, *Emydura* e *Chelodina* excluindo os demais gêneros.

Devido a pouca amostragem de crânios de *P. umbrina* disponível e a variabilidade das características envolvidas para uma diferenciação específica, Gaffney *et al.* (1989) não identificaram tal material fóssil a *P. umbrina*, porém este material demonstra certamente uma distribuição deste gênero muito mais ampla no passado e que *P. umbrina* seria na verdade uma espécie-relíquia.

3.2.2. O gênero *Emydura* Bonaparte, 1838 (*sensu latissimus*)

Gênero distribuído pela Austrália e Nova Guiné, atualmente com a sistemática caótica comportando, tradicionalmente, três subgêneros: *Emydura*, *Elseya* e *Rheodytes*. Compreende cerca de dez formas (espécies e subespécies) válidas já descritas e outras

quatro a serem descritas (Legler & Cann, 1980; Legler, 1985), muitas delas mutuamente exclusivas geograficamente.

Gaffney (1977, 1979a, 1981) comenta que *Emydura* deve ser parafilético e representa o morfótipo mais plesiomórfico na subfamília Chelinae. Gaffney (1977) inclui este gênero em uma infra-família à parte (infra-família Emydurinei).

Material fóssil compreendendo peças completas e restos de casco, crânios, vértebras e membros são conhecidos a partir do Eo-Mesomioceno (Etheridge, 1889; Vis, 1897; Marshall, 1973; Gaffney, 1979a, 1981; Burke et al., 1983; Pledge, 1984; Gaffney et al., 1989) nos estados de Queensland, South Australia e New South Wales.

Warren (1969a) indentifica impressões de casco do Oligoceno ou Mioceno (Gaffney, 1981) da ilha da Tasmânia, local onde atualmente não se encontra este gênero por ser frio demais, demonstrando, desta forma, uma mudança climática e uma distribuição pretérita mais ampla, para o sul, de quelíidas.

Material referido ao subgênero *Elseya* é conhecido do Mioceno ao Holoceno da Austrália ("*Emydura dentata or latisternum*") (Gaffney, 1981; Broin, 1988).

Não há espécies fósseis diagnósticas e apenas parte dos paralectótipos de *Chelymys*⁽⁵⁾ *uberrima* Vis, 1897, pode ser referida ao gênero *Emydura* (fide Gaffney, 1981).

3.2.3. O gênero *Chelodina* Fitzinger, 1826

Gênero atualmente distribuído pela Austrália e Nova Guiné, com cerca de oito espécies válidas e quatro outras a serem descritas (Goode, 1967; Cogger, 1982; Legler, 1985). A sistemática

⁵⁾ *Chelymys* Gray, 1844, é sinônimo-júnior objetivo de *Emydura* Bonaparte, 1838. As espécies-tipo, por monotipia, são as mesmas (*Emys macquaria* Cuvier, 1829). Todavia *E. macquaria* Cuvier, 1829, é *nomen nudum*. O primeiro a tornar *E. macquaria* disponível, dentro da literatura consultada, foi Gray (1831) que denominou-a *Chelys (Hydraspis) macquarii*

não está tão confusa como *Emydura* e o gênero possui autapomorfias inquestionáveis, demonstrando a sua monofilia.

Gaffney (1977) postulou *Chelodina* como o grupo-irmão de *Hydromedusa*, compreendendo a infratribo Hydromedusita Baur, 1893. Pritchard (1984) e Pritchard & Trebbau (1984) atacaram firmemente esta hipótese cladística. Segundo eles, a suposta monofilia de *Chelodina* e *Hydromedusa* é um engano, suas supostas apomorfias seriam convergências adaptativas derivadas independentemente.

O ponto de vista do autor é que Pritchard (1984) não conseguiu refutar a hipótese de Gaffney (1977), pois as supostas apomorfias entre *Hydromedusa* e *Chelus* ou são plesiomorfias ou são apomorfias questionáveis, sendo que Pritchard (1984) não encontrou qualquer apomorfia unindo *Chelodina* e qualquer outro gênero.

Material fóssil compreendendo restos de cascos e vértebras cervicais é conhecido a partir do Eomioceno (Etheridge, 1894; Vis, 1897; Longman, 1924; Gaffney, 1981; Gaffney et al., 1989) nos estados de Queensland e South Australia. Não há espécies fósseis diagnósticas e apenas o lectótipo de *Chelodina insculpta* Vis, 1897, pode ser referido ao gênero *Chelodina* (fide Gaffney, 1981).

3.2.4. Formas fósseis indeterminadas australasianas e *species inquirendae*

Várias espécies fósseis foram propostas na literatura, porém foram baseadas em restos fragmentários de forma que carecem de características tais que as diferenciam das espécies recentes (que por sua vez necessitam de uma revisão) permanecendo como *nomina dubia* e com seus nomes disponíveis.

Os exemplares designados como tipos e classificados por Gaffney (1981) como "*Testudines indeterminant*" são *Chelymys antiqua* Vis, 1897 (Darling-Downs, Queensland, Austrália,

Plio-Pleistoceno), e *Pelocomastes ampla* Vis, 1897 (Darling Downs, Queensland, Austrália, Plio-Pleistoceno). Parte dos paralectótipos de *Chelymys uberrima* Vis, 1897, são também referidos apenas a "*Testudines indeterminant*" por Gaffney (1981).

Chelymys granulata Vis, 1907 (rio Leichhardt, Queensland, Austrália, Plio-Pleistoceno), foi considerado por Gaffney (1981) como *nomen nudum*, todavia Vis (1897) descreveu sucintamente o material, devendo pois ser considerado um *nomen dubium* e quelônio indeterminado.

Os paralectótipos de *Chelodina insculpta* Vis, 1897 (Darling Downs, Warburton River, Queensland, Austrália, Mioceno, possivelmente mais velho, à Pleistoceno), não podem ser identificados além de pleurodira ou quélida ("...are not identifiable beyond Chelidae or Pleurodira.") (Gaffney, 1981:017).

Chelymys arata Vis, 1897, e o lectótipo de *Chelymys uberrima* Vis, 1897, são classificados por Gaffney (1981) apenas como "*Chelidae*".

Por outro lado, material também fragmentário e identificado como táxon de quélidas na literatura, porém classificado por Gaffney (1981) apenas como "*Testudines indeterminant*", é encontrado em Lydekker (1889): "*Chelodina longicollis*", "*Chelodina expansa*" e "*Emydura macquariae*"; Vis (1907): "*Chelymys arata*" e "*Pelocomastes ampla*"; Jones (1926): "*Chelodina insculpta*"; Archer in Archer & Wade (1976): ("?*Chelodina*"); e Gorter & Nicoll (1978): "*Chelodina*".

Longman (1929) identificou restos de carapaça provenientes de Brigalow (Darling Downs, Queensland, Austrália) como "*Emydura uberrima*".

Chapman (1919) descreveu restos de casco provenientes do Cretáceo de Victoria (Austrália) como sendo "*Emydura macquariae*",

posteriormente Warren (1969b) propôs o nome *Chelycarapookus arcuatus*, um quelônio indeterminado.

Quélidas australianos indeterminados são descritos: do Eo-Mesomioceno (Gaffney et al., 1989) e Plio-Pleistoceno (Vis, 1897; Gaffney, 1981) do estado de Queensland; do Mesomioceno (Gaffney, 1981; Estes, 1984) e do Pleistoceno (Gaffney, 1981) do estado de South Australia; do Plioceno (Gaffney, 1981) do estado de Queensland; do Neoplioceno ou Eopleistoceno (Marshall, 1973), do Neopleistoceno a Holoceno (Marshall, 1973) e do Cenozóico (Gaffney, 1981) do estado de New South Wales.

3.3. Formas fósseis antárticas

R.C. Wood (apud Pritchard & Trebbau, 1984; apud Pritchard, 1985) comenta a presença de um osso neural proveniente do Mioceno da península Antártica (Antártica) e identifica como um provável pleurodira. Muito embora um simples osso neural não seja diagnóstico para pleurodiras (sua presença é plesiomórfica) de acordo com as últimas teorias biogeográficas este osso poderia representar um eupleurodira ou mesmo um quelóide.

3.4. Formas sul-americanas

Várias tentativas já foram feitas para se elevarem os subgêneros de *Platemys* e *Phrynops* aqui considerados, em gêneros distintos (e.g., Wermuth & Mertens, 1961; McBee et al., 1985; Iverson, 1986; Deer et al., 1987), porém, todas careceram de fundamentação em características apomórficas. Segue-se aqui um arranjo tradicional, procurando agrupar os morfótipos, tratando-os como subgêneros apenas por conveniência e tradição.

Os quelídeos sul-americanos nunca foram revisados. Referência a uma suposta revisão por R.C. Wood é citado em Pritchard & Trebbau (1984), todavia, até onde se saiba, o trabalho nunca foi publicado.

3.4.1. O gênero *Platemys* Wagler, 1830 (*sensu lato*)

Gênero cuja sistemática das espécies recentes está relativamente bem fundamentada. Alguns autores (e.g., Kischlat & Campos, 1990) trataram este gênero em dois subgêneros: *Platemys* e *Acanthochelys*; outros (e.g., Iverson, 1986) trataram como dois gêneros em separado. O subgênero *Platemys* é monotípico (espécie-tipo, por monotipia, *Testudo planiceps* Schoepff, 1801) enquanto que *Acanthochelys* tem quatro espécies. *Acanthochelys* parece ser um táxon monofilético (vide McBee et al., 1985; Deer et al., 1987), contudo as inter-relações entre este grupo e o gênero *Phrynops* e o subgênero *Platemys* precisam ser investigadas.

Gaffney (1977) apenas analisando *Platemys platycephala* (= *Testudo planiceps*), incluiu *Platemys* numa tribo à parte (tribo Platemydini) em paralelo à tribo Chelini.

Como apomorfia de *Platemys* observa-se que o comprimento ventral do entoplastrão é maior que a sua largura ventral, estando esta do terço mais caudal do comprimento.

Material fóssil que apresenta esta apomorfia é descrito do Eoplioceno da Argentina, identificado por Fuente (1986) como *Platemys* indeterminado. De acordo com a morfologia da carapaça, acredita-se que trata de um representante do subgênero *Acanthochelys*. Fuente & Ledesma (1985) descreveram um material fóssil referido à *Platemys* do Eoplioceno médio da Argentina, porém este trabalho não foi encontrado. O nome *Platemys* foi por muito tempo utilizado para a descrição de formas fósseis não

diagnósticas, baseadas em material fragmentário, não havendo espécies fósseis válidas.

3.4.2. O gênero *Phrynops* Wagler, 1830 (*sensu latissimus*)

Gênero cuja sistemática encontra-se caótica. Pritchard & Trebbau (1984) consideram este gênero como formado por três subgêneros: *Mesoclemmys*, *Batrachemys* e *Phrynops*. Outros consideram estes subgêneros como gêneros independentes (e.g., Wermuth & Mertens, 1961) ou os sinonimizaram (e.g., Gaffney, 1977). Bour (1973) observa que tais subgêneros não são objetivamente diagnosticáveis. Gaffney (1977) questiona a monofilia de *Phrynops* (incluindo *P. hylarii*, *P. geoffroanus*, *P. nasutus* e *P. gibbus*), comentando a dificuldade de se encontrar autapomorfias totais ou parciais entre seus membros. Bour & Pauler (1987) observam o *continuum* morfológico entre *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* (incluindo *P. gibbus* e *P. vanderhaegei*) e *Batrachemys*.

Relacionados ainda a *Phrynops* estão dois outros nomes fósseis: *Acrohydraspis* Rusconi, 1934, e *Parahydraspis* Wieland, 1923. O primeiro é referido duvidosamente, pois é baseado em restos muito fragmentários, porém o segundo mostra ser claramente um *Phrynops* (*sensu latissimo*). Gaffney (1977) inclui *Phrynops* numa subtribo à parte (denominado subtribo *Phrynopina* por Bour & Dubois, 1985) em paralelo à subtribo *Chelina*.

O subgênero *Mesoclemmys* compreende três espécies: *P. gibbus*, *P. hogei* e *P. vanderhaegei*. *P. hogei* e *P. vanderhaegei* são aqui referidos por exclusão e conveniência, embora na coloração e morfologia externa sejam bem semelhantes, semelhança esta que fez com que diversos autores os identificassem ou como "*Mesoclemmys* sp.", no caso de *P. hogei* (Luederwaldt, 1926), ou como

"*Mesoclemmys gibbus*", no caso de *P. vanderhaegei* (Kanberg, 1926), antes das descrições oficiais destas espécies.

O subgênero *Batrachemys* compreende cerca de cinco espécies descritas: *P. tuberculatus*, *P. raniceps*, *P. nasutus*, *P. dahli* e *P. zuliae*. Uma nova espécie (denominada informalmente como *P. "matogrossensis"*) parece existir do estado de Mato Grosso como atestam dois espécimens do Museu Nacional (MNRJ(H) 3532-3).

O subgênero *Phrynops* apresenta a sistemática bem confusa. Basicamente, pode-se observar dois grupos distintos: o primeiro é representado apenas por *P. rufipes*, o segundo, denominado por Rhodin & Mittermeier (1983) como "complexo *geoffroanus*", compreende cerca de cinco espécies recentes, no mínimo, que podem ser diferenciadas, a princípio. Inclusive espécies novas e/ou revalidações de nomes já publicados, tanto fósseis (e.g., *Parahydraspis paranaensis*) como recentes, podem ser somadas a este "complexo *geoffroanus*". Assim, determina-se morfologicamente duas superespécies: *P. (P.) (rufipes)* e *P. (P.) (geoffroanus)*.

Rhodin & Mittermeier (1983) reconhecem, dentro de *P. (P.) (geoffroanus)*, quatro espécies válidas: *P. williamsi*, *P. hylarii*, *P. tuberosus* e *P. geoffroanus*. *P. geoffroanus* e *P. tuberosus* são compostas por uma variedade de formas e distribuídas pelas distintas bacias hidrográficas sul-americanas (*fide* A.G.J. Rhodin, *in litteres*).

Formas atualmente incluídas na sinonímia de *P. geoffroanus* por diversos autores (e.g., Wermuth & Mertens, 1961; Pritchard & Trebbau, 1984) podem em verdade ser distintas de *P. geoffroanus*: *P. viridis* (*Emys viridis* Spix, 1824), *P. waglerii* (*Platemys waglerii* Duméril & Bibron, 1835) e *P. depressa* (*Testudo depressa* Merrem, 1820).

P. tuberosus distribuir-se-ia pela bacia do rio Amazonas e *P. geoffroanus* pela do alto Paraná (Rhodin & Mittermeier,

1983:071) e no rio Mamoré (Rhodin *et al.*, 1984:045), que se situa na porção mais alta e meridional da bacia do Amazonas.

Em relação às localidades-tipo de ambas as espécies, também há problemas. A de *Platemys tuberosa* Peters, 1870, é o rio Cotinga na Guyana ("*Cotinga River am Roraima-Gebirge, Britisch-Guayana*") e a de *Emys geoffroana* Schweigger, 1812, é "*Brasilien*" (*fide* Wermuth & Mertens, 1961:333). Pritchard & Trebbau (1984:114) observam que a etiqueta do holótipo de *E. geoffroana*, um adulto, depositado no Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, tem como procedência "*Cayenne*". Deste modo, não se sabe certamente aonde um *P. geoffroanus* típico é encontrado.

Comparações e conclusões ficaram prejudicadas pelos problemas mencionados a seguir:

1. Não se conseguiu examinar um só exemplar adulto em bom estado de *P. geoffroanus* "típico" (supostamente oriundo da bacia hidrográfica do rio Paraná) para estudo morfológico e osteológico.
2. A série disponível de *P. tuberosus* (supostamente oriunda da bacia do rio Amazonas) compõe-se apenas de dois cascos (material osteológico).
3. O trabalho de Peters (1870) não foi localizado e o holótipo de *Platemys tuberosa* é um filhote (em se tratando de *Phrynops* filhotes são pouco diagnósticos), não tendo sido possível seu estudo, pois está depositado na Sammlung des Zoologischen Museums em Berlin (Alemanha).
4. O trabalho de Schweigger (1812) não foi localizado e a descrição de Duméril & Bibron (1835) do holótipo de *Emys geoffroana* é insuficiente para uma diferenciação das demais formas.

5. Não foi possível o estudo do holótipo de *E. geoffroana* pois está depositado no Museum d'Histoire Naturelle de Paris (França).

Deste modo, não se sabe certamente o quê é um *P. geoffroanus* típico⁽⁶⁾. A diferenciação entre os nomes, morfótipos e distribuições das formas recentes dadas abaixo é, portanto, precária e provisória.

Phrynops viridis parece ser distribuído pelo rio São Francisco a jusante, pelo menos, de Carinhanha (localidade-tipo de Spix, 1824, estado da Bahia).

Phrynops waglerii parece distribuir-se pelo estado de Minas Gerais no rio São Francisco a montante de Pirapora (estado de Minas Gerais), talvez chegando até o estado da Bahia ao norte (Barra) e o estado de São Paulo ao sul (Colômbia), onde talvez encontre-se com *P. geoffroanus*.

Phrynops depressus distribui-se pelo litoral do estado da Bahia, a sul da desembocadura do rio São Francisco, até o estado do Espírito Santo. Na bacia hidrográfica do rio Paraíba do Sul (estado do Rio de Janeiro) ocorre uma outra forma, diferente de *P. viridis* e *P. waglerii*, que pode representar uma espécie nova (informalmente aqui denominada de *P. "fluminensis"*), porém comparações com *P. depressus* devem ser feitas baseando-se em uma série mais numerosa, principalmente em se tratando de *P. depressus*.

Finalmente pelo nordeste do Brasil, ao norte do rio São Francisco, encontra-se uma forma um pouco mais achatada que as restantes. Acredita-se também ser uma espécie nova (aqui

⁶⁾ Caso se verifique realmente que *Emys geoffroana* Schweigger, 1812, seja co-específica com *Platemys tuberosa* Peters, 1870, o nome válido para a da bacia do rio Amazonas será *Phrynops geoffroanus* e o nome válido para a espécie da bacia do rio Paraná será *Phrynops lutzi*, baseado em *Hydraspis lutzi* Luederwaldt, 1926. Infelizmente o holótipo de *H. lutzi* (localidade-tipo "Mogy-quassú (Est. de S. Paulo)", MZUSP 0031) possui anomalias individuais no casco, bem figuradas por H. Luederwaldt. Por outro lado, a forma tratada em Medem (1960c), merece maiores estudos, podendo diferenciar-se da população amazônica.

denominada informalmente de *P. "nordestinensis"*). Esta forma foi figurada por Vanzolini *et al.* (1980) (est. 39 e 40).

As séries à disposição são insuficientes para uma afirmação se são variações geográficas na população, aloespécies ou se existe uma simpatria. *P. waglerii* tem diferenças na anatomia da face ventral do pleural I, diferenciando-se das demais formas.

A.G.J. Rhodin (*in litteres*) chega a mesma conclusão na identidade morfológica de *P. waglerii*, *P. viridis* e *P. depressus*.

Material fóssil referido à *Phrynos* é registrado no Neomioceno das províncias de Catamarca e de Tucumán (Argentina) (Gasparini *et al.*, 1985).

P. (P.) (geoffroanus) é registrado do Neomioceno a Plioceno da Argentina (*Parahydraspis paranaensis* Wieland, 1923) (Gasparini *et al.*, 1985) e do Neógeno do Uruguai (Perea *et al.*, 1991).

Excetuando-se o material da formação Tremembé, no Brasil é referido do Neopleistoceno do estado de Mato Grosso em grutas calcárias (observação pessoal; Hirooka, 1991).

Młynarski (1976) identificou *Parahydraspis paranaensis* como *Phrynos geoffroanus*. Broin (1988:140), sem mostrar razões, questiona se não seria referida a *Chelus*. Todavia M. de la Fuente *apud* Gasparini *et al.* (1985) identifica como um *P. (P.) (geoffroanus)*. Certamente, não é um *Chelus*, sendo um representante de *P. (P.) (geoffroanus)* e, de acordo com a face articular hioplastral do pleural I, pode-se chegar a maiores conclusões sobre sua posição sistemática entre as espécies que formam este táxon.

Com excessão de *Parahydraspis paranaensis* e no atual estado de conhecimento, não há espécies fósseis claramente referidas ao gênero *Phrynos*.

3.4.3. O gênero *Chelus* Duméril, 1806

Gênero atualmente composto por três espécies (uma recente e duas fósseis) relativamente bem fundamentadas. Pritchard & Trebbau (1984) observam a variabilidade individual na disposição das escamas e costuras do plastrão, o que levou a confusões na nomenclatura.

C. colombianus é conhecido do Neomioceno (*apud* Stirton, 1953; Wood, 1976b) ou do Mesomioceno (*apud* Villanueva & Santos, 1989) da Colômbia e do Neomioceno do estado do Acre (Brasil) (Villanueva & Santos, 1989). *C. lewisi* é conhecido do Neomioceno da Venezuela e do estado do Acre (Brasil) (Bocquentin & Rancy, 1987).

Um nome descrito no século passado (*Colossoemys macrococcygeana* Rodrigues, 1892) é relatado da Colômbia (*apud* Paula-Couto, 1960:003) ou do estado do Acre (Brasil) (*apud* Campos & Broin, 1981:210). Conforme os autores, tem idade discutível variando do Mioceno ao Pleistoceno (Rodrigues, 1892; Paula-Couto, 1960; Campos & Broin, 1981; Mones, 1986). Campos & Broin (1981) transferiram *C. macrococcygeana* para o gênero *Chelus* (*C. macrococcygeanus*), porém Broin (1988) tratou como *Chelus* indeterminado. Na verdade a série-tipo de *Colossoemys macrococcygeana* é mista, composta de restos de plastrão, de vértebras de crocodilianos e de um úmero de megatério (Edentata, Mammalia) (Patterson, 1936; Price, 1953; Paula-Couto, 1960) além de estar perdida (*fide* Price, 1953).

Gaffney (1977) inclui *Chelus* na infratribo Chelita em paralelo à infratribo Hydromedusita, sendo questionado por Pritchard (1984) e Pritchard & Trebbau (1984).

Material indeterminado descrito por (Rodrigues, 1892) é conhecido do rio Purus, tem idade discutível, variando de Mioceno

ao Pleistoceno (Rodrigues, 1892; Wood, 1976b; Broin, 1988). Pritchard & Trebbau (1984) observam que este material pode ser referido a *Chelus fimbriatus*, todavia tal material encontra-se atualmente perdido (*fide* Price, 1953). Goeldi (1906) também cita material do rio Purus.

Também conhece-se material indeterminado da bacia hidrográfica do rio Juruá, estado do Acre (Brasil), de idade discutível, variando do Plioceno ao Pleistoceno (Paula-Couto, 1970; Wood & Patterson, 1973; Wood, 1976b; Pritchard & Trebbau, 1984). Paula-Couto (1970) observa que pode representar uma nova espécie de *Chelus*; Campos & Broin (1981) observam que não é *C. fimbriatus*.

3.4.4. O gênero *Hydromedusa* Wagler, 1830

Gênero bem definido, compreendendo duas espécies. Gaffney (1977) o inclui, junto com *Chelodina*, na infratribo Hydromedusita, em paralelo à infratribo Chelita; porém Pritchard (1984) e Pritchard & Trebbau (1984) observam que *Hydromedusa* seria na verdade o grupo-irmão de *Chelus* e não possuindo *Chelodina* qualquer relação.

Material fóssil é conhecido do Eoceno da Patagônia (Argentina) (Báez & Gasparini, 1977; R.C. Wood *apud* Pritchard & Trebbau, 1984) e do Pleistoceno de Buenos Aires (Argentina) (R.C. Wood *apud* Pritchard & Trebbau, 1984).

O material do Eoceno é composto por uma carapaça e plastrão quase completos. Wood & Moody (1976) identificam como *Hydromedusa tectifera* através da presença de escama cervical retraída (autapomórfica para o gênero *Hydromedusa*) e pelo nugal alcançando o bordo da carapaça. Em relação a esta última característica deve-se salientar que o nugal alcançando o bordo da carapaça é

plesiomórfico para todos os pleurodiras. *H. maximiliani* possui, como característica autapomórfica, o nugal retraído. Logo, a identificação de Wood & Moody (1976) está incorreta, pois em verdade identificaram o material apenas como não-*maximiliani*, e como *Hydromedusa* atualmente só possui duas espécies reconhecidas, referiram à *H. tectifera*. Considera-se que a posição mais sensata é a designação de tal material apenas a *Hydromedusa* indeterminado (*non-maximiliani*) até que se descubra nele alguma característica autapomórfica de *H. tectifera*.

Não há espécies fósseis descritas.

3.4.5. Formas fósseis indeterminadas sul-americanas e *species inquirendae*

Ameghino (1882) cita *Platemys antiqua*, *P. laevius* e *P. robusta* para a formação "Pampeana" da Argentina. Estes nomes nunca foram diagnosticados, figurados ou descritos, sendo apenas *nomina nuda*. Báez & Gasparini (1977), por sua vez, observam que este material seria proveniente do Pleistoceno. Mones (1986) questiona se *P. robusta* Ameghino, 1882, não seria sinônimo de *P. robusta* Ambrosetti, 1893, porém o próprio Ameghino (1899) refere-se a ambas as espécies diferentemente, não considerando-as, pelo menos, sinônimas-objetivo.

Platemys fossilis Ameghino, 1882, é outro nome que nunca foi diagnosticado, figurado ou descrito. De proveniência incerta ("*depósitos Postpampeanos antiguos*", Argentina), nunca foi posteriormente comentado em termos mais elucidativos, permanecendo como *nomen nudum*.

Platemys guaranitica, *P. patagonica* e *P. sehuensis* são nomes propostos por Ameghino (1899), originários da Patagônia (Argentina), por meio de diagnoses sucintas e nenhuma ilustração.

Encontram-se atualmente perdidos (*fide* Wood & Patterson, 1973), embora Mones (1986) tenha considerado a possibilidade de estarem depositados no Museu Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires. Têm idade duvidosa (Cretáceo *apud* Ameghino, 1899; Oligoceno a Mioceno *apud* Mones, 1986) e diagnoses insuficientes para uma identificação além de quelônio indeterminado. Desta forma, estes nomes, embora ainda disponíveis, são apenas *nomina dubia*.

Bravard (1858) cita *Emys paranensis*, proveniente das barrancas do rio Paraná, Neomioceno a Eoplioceno, província de Entre Ríos, Argentina (Gasparini *et al.*, 1985). Em verdade *E. paranensis* é apenas *nomen nudum*. Burmeister (1885) descreveu a série-tipo de *E. paranensis* (perdida *fide* Mones, 1986), oficializando, deste modo, o nome. Porém, dissociou parte desta série, após a descrição, para a proposição de *Platemys torrentium*. Báez & Gasparini (1977) identificaram, sem explicações, este material como pleurodira indeterminado, todavia a identificação mais confiável é de que seja apenas a quelônio indeterminado, pois Burmeister (1885) não relaciona nenhuma apomorfia de pleurodira para ambos os nomes. Desta maneira, *E. paranensis* Burmeister, 1885, e *P. torrentium* Burmeister, 1885, são apenas *nomina dubia*.

Ambrosetti (1893) propõe diversos nomes: *Platemys entreriana*, *P. bergi*, *P. holmbergi*, *P. robusta* e *P. mesopotamica*. Foram todos baseados em ossos pleurais I, conforme o tamanho e a espessura. Gasparini *et al.* (1985) observam que são provenientes das barrancas do rio Paraná, Neomioceno a Eoplioceno, província de Entre Ríos, Argentina. Mones (1986) levanta dúvidas quanto à localização dos holótipos no Museu Provincial de Ciencias Naturales em Paraná. De acordo com a face articular hioplastral do pleural I, pode-se chegar a maiores conclusões sobre a posição sistemática deste material. Por enquanto, *P. entreriana*, *P. bergi*,

P. holmbergi, *P. robusta* e *P. mesopotamica* são apenas *nomina dubia*, identificados como pleurodiras indeterminados.

Rusconi (1934) descreve *Hydraspis arenarius*, baseando-se em um pleural I fragmentário, proveniente do Eopleistoceno de Villa Ballester, próximo de Buenos Aires, Argentina (Pascual, 1970; Báez & Gasparini, 1977; Gasparini et al., 1985). Pascual (1970) considera apenas identificável à *Phrynops* indeterminado; Báez & Gasparini (1977:175) indentificam como quelíida indeterminado. Dentro do estado atual de conhecimento, a identificação de Báez & Gasparini (1977) é a mais prudente, sendo *H. arenarius* apenas *nomen dubium*.

Rusconi (1934), concomitantemente à descrição de *H. arenarius*, descreve o subgênero *Acrohydraspis* (incluso no gênero *Hydraspis*⁷⁾) e designa *Platemys robusta* Ambrosetti, 1893, como espécie-tipo ("genotipo") (contra Mones, 1986). Ao mesmo tempo, transfere *H. arenarius* e *P. bergi*, *P. holmbergi* e *P. mesopotamica* de Ambrosetti (1893) para este subgênero.

Rusconi (1948) cita uma série de fragmentos de casco e uma escápula da mesma localidade de *H. arenarius* identificando-os como tal. Pela ilustração da escápula parece ser um quelíida. Rusconi (p. 070) confundiu-se citando *H. arenarius* como "la especie-tipo" do subgênero *Acrohydraspis*, embora mais adiante (p. 071) e anteriormente (1934:033), tenha designado *Platemys robusta* Ambrosetti, 1893, como espécie-tipo de *Acrohydraspis*, fato passado despercebido por Mones (1986).

Rusconi (1948) ainda cita outros restos de casco e uma pelve fragmentária, provenientes da mesma localidade de *H. arenarius*, identificando-os como *H. (Acrohydraspis)* indeterminado e

7)

O nome *Hydraspis* é complexo em relação ao sentidos em que foi utilizado na história. Foi primeiro proposto por Bell (1828a), sendo sinônimo-objetivo júnior de *Chelodina* Fitzinger, 1826. Todavia foi utilizado no sentido de *Pelomedusa* Wagler, 1830, por Bell (1828b) e Gray (1831); no de *Platemys* Wagler, 1830, por Bonaparte (1838); no de *Acanthochelys* Gray, 1873, por Gray (1844, 1855); no de *Batrachemys* Stejneger, 1909, por Gray (1864a, 1870) e Günther (1865); no de *Phrynops* Wagler, 1830, por Boulenger (1889) e Siebenrock (1909); e no de *Acrohydraspis* Rusconi, 1938, por Mones (1986).

observando que não eram *H. (A.) arenarius*. Como os exemplares não foram figurados ou descritos, nada mais pode ser dito.

Broin (1987, 1988) cita e descreve, preliminarmente, material proveniente do Neocampaniano a Eossenoniano (Neocretáceo) da província de Río Negro (Argentina), identificando-o, então, como quelídea indeterminado. Tal material, conjuntamente com o descrito por Fuente (1985), possuem mesoplastrões e deram margem à proposição do termo informal "paraquelídea" deste trabalho.

Staesche (1929) propõe *Najadochelys*⁽⁸⁾ *patagonica* e ?*Najadochelys maior* baseando-se em fragmentos de plastrão, principalmente xifiplastrões, provenientes do Neopaleoceno da província de Chubut, Argentina (Broin, 1987). Embora Staesche (1929) tenha classificado como um "Bothremyidae" (pelomedusóide), Broin (1987, 1988) observa que é uma espécie válida de um gênero ainda indeterminado de quelídea.

Staesche (1929) descreve ainda *Osteopygis sculptus*, de mesma procedência que "*Naiadochelys*" *patagonica* e "*N.*" *maior*, baseando-se em restos de carapaça (periferais e neurais). O gênero *Osteopygis* na verdade é um criptodira (osteopígida). Broin (1987 e 1988) considera-o como uma espécie válida, mas de um gênero de quelídea ainda indeterminado.

Ainda Staesche (1929) descreve um plastrão parcial de mesma proveniência que "*N.*" *patagonica*, identificando como uma espécie indeterminada do gênero *Gyremys*, um criptodira emídida. Mones (1986) observa que é uma forma nova; Broin (1987) que é uma forma indeterminada de quelídea. Pode-se observar na ilustração de Staesche (1929) que lateralmente, nos processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão esquerdos, existe um encaixe aparentemente quebrado que poderia ser as faces articulares

8) *Najadochelys* Staesche, 1929, é *nomen nullum* de *Naiadochelys* Hay, 1908. *Naiadochelys* é provavelmente sinônimo subjetivo de *Taphrosphys* Cope, 1869, um pelomedusóide.

mesoplastrais do hioplastrão e do hipoplastrão. Caso se confirme, o conceito de "paraquélida" poderia também ser aqui utilizado.

Broin (1987) descreve vários fragmentos de cascos e um úmero fragmentário provenientes também da província de Río Negro (*sic*, de Chubut, *fide* Bartholomew *et al.*, 1987), Argentina, do Campaniano a Eomastrichtiano (Neocretáceo). Broin (1987) separa quatro morfótipos distintos, baseando-se no tipo de impressões vasculares, espessura dos ossos e conformação dos sulcos. Observa que existiria uma forma correspondente genericamente aos grandes indivíduos de "*Naiadochelys*" maior, "*Osteopygis*" *sculptus* e "*Gyremys*" sp. de Staesche (1929), sendo um gênero novo mas indefinível atualmente. Existiria também uma espécie nova, sem material recente ou fóssil equivalente, de tamanho avantajado; e outra similar a "*Naiadochelys*" *patagonica*, pertencendo a um gênero distinto similar a *Emydura*, contudo tendo dorsalmente ossos neurais. Ainda outra forma provavelmente aparentada ao mesmo gênero que o "*Gyremys*" sp. de Staesche (1929) seria encontrada, podendo ser similar a *Platemys*. Broin (1987, 1988) identifica todos como quélidas indeterminados.

Fuente (1985) descreve, preliminarmente, restos de carapaça e plastrão provenientes do Neomioceno da província de Mendoza (Argentina) indentificando-os como quélida indeterminado. Por meio da presença de mesoplastrões, este material serviu de base para a proposição informal do termo "paraquélida", já que é sincrônico a *Chelus colombianus* da Colômbia e do estado do Acre (Brasil).

Campos & Broin (1981) identificam como quélida indeterminado material não especificado, do Plio-Pleistoceno (Wood, 1976b) da bacia hidrográfica do rio Juruá, estado do Acre (Brasil). Este material já foi citado em Paula-Couto (1970), Wood & Patterson (1973), Wood (1976) e Pritchard & Trebbau (1984).

Gasparini *et al.* (1985) mencionam também material não especificado, proveniente do Neopleistoceno da província de Santa Fé (Argentina). M. de la Fuente *apud* Gasparini *et al.* (1985) identifica-o como quélida indeterminado.

Material já referido a esta família e depois retirado é encontrado em Wieland (1923) e Rodrigues (1892), estando provavelmente perdidos (*fide* Wood, 1976b; Mones, 1986).

Chelys patagonica Wieland, 1923, do Mioceno da Patagônia, em verdade se trata de um testudínida (de acordo com a morfologia dos pleurais).

Emys quaternaria Rodrigues, 1892, do Mio-Plioceno do estado do Acre (*apud* Broin, 1988), foi transferido para o gênero *Chelus* por Campos & Broin (1981) (*C. quaternarius*). Em verdade trata-se de um podocnemídea, talvez mesmo um *Podocnemis*, de acordo com a morfologia do acetábulo (observação pessoal; Price, 1953; Broin, 1988).

Wood & Gamero (1971) observam que *Podocnemis geologorum* Simpson, 1943a, do Mesomioceno da Venezuela, pode representar um quélida, não sendo realmente um *Podocnemis* ou um pelomedusóide; e até novo material ser estudado deve ser tratado como pleurodira *incertae sedis*.

3.5. Considerações finais (Gaffney x Pritchard)

Pritchard (1984), tentando refutar a hipótese de Gaffney (1977) que postulava *Hydromedusa* e *Chelodina* como grupos-irmão (fig. 3), designou como sinapomorfias de *Chelus* e *Hydromedusa* algumas características na verdade plesiomórficas (retenção da série neural completa, concavidade plastral em machos, presença de arco temporal e escama intergular alcançando o bordo cranial do plastrão) e outras também encontradas em outros gêneros (carapaça

altamente tuberculada e pescoço alongado). A carapaça tuberculada é característica de quelônios de ambiente lântico e hábitos sedentários, sendo também encontrada em *Platycheilus*. Por sua vez *Hydromedusa maximiliani*, característica de ambiente lótico, só possui tubérculos quanto juvenis, assemelhando-se muito aos juvenis de *H. tectifera* e *C. fimbriatus*, possuidores de tubérculos por toda a vida e sendo muito mais desenvolvidos nesta última. Já o pescoço alongado é compartilhado também com *Chelodina*.

Pritchard (1984) foi incapaz de fornecer uma apomorfia inquestionável para *Chelus* + *Hydromedusa* e incapaz de relacionar *Chelodina* com qualquer outro gênero de quelíida, não conseguindo assim refutar a hipótese de Gaffney (1977).

4. BIOGEOGRAFIA E FILOGENIA

4.1. Considerações gerais

A família Chelidae sempre intrigou pesquisadores por causa de sua distribuição geográfica atual - Austrália e América do Sul. Com o advento da teoria da deriva continental e tectônica de placas, nova luz foi dada no sentido de esclarecer sua história biogeográfica, embora representantes fósseis desta família sejam relativamente raros quando comparados aos pelomedusóideos, dificultando uma análise mais detalhada.

4.2. Considerações geológicas e oceanográficas

Quando Simpson (1943b) propôs a primeira consideração biogeográfica sobre quelíidas, a teoria da deriva continental apenas tomava rumo. As semelhanças no contorno continental entre a África e a América do Sul sugeriam uma união no passado geológico. Outros continentes também apresentam contornos que sugeriam uma união, porém não tão evidentemente quanto a África e a América do Sul. Com o tempo, evidências tectônicas ampliaram a teoria da deriva continental: a crosta terrestre deveria ser formada por placas que flutuavam sobre um manto plástico. Estas placas teriam movimentos convergentes, divergentes e cisalhantes entre si. Assim, a gênese de cadeias montanhosas, fossas, soaço oceânico, cadeias meso-oceânicas, morfologia dos continentes, etc., tornava-se mais clara.

Kenett (1977) postulou uma série de mudanças oceanográficas durante o Cenozóico. Tais mudanças foram fundamentais para o clima terrestre, especialmente para o hemisfério austral, sendo

caracterizadas basicamente, por dois eventos: o desaparecimento da corrente quente circum-equatorial (hoje fragmentada em uma porção atlântica e outra pacífica devido ao fechamento do mar de Tethys e da passagem centro-americana) e o aparecimento da corrente fria circum-antártica.

Kenett (1977) observa que no final do Cretáceo e início do Paleógeno, a geografia da Terra era sensivelmente diferente. Durante o Eo-Mesoceno o mar de Tethys reduziu-se consideravelmente pelo encontro das placas Indiana e Eurasiana, terminando por ser bloqueado parcialmente a oeste e totalmente a leste (os mares Cáspio, de Aral, Negro e Mediterrâneo são relíquias e o arquipélago Indonésio não era tão denso como atualmente). Desta forma, existia uma ampla passagem ligando o Pacífico ocidental ao Atlântico oriental. Por outro lado, até o Plioceno, o istmo da América Central não estava formado, havendo então um estreito entre a América do Sul e a América do Norte, por onde os oceanos Atlântico ocidental e Pacífico oriental conectavam-se. Em função desta geografia, existia uma corrente equatorial circundando todo o globo, estratificando latitudinalmente o intertrópico com águas quentes. Concomitantemente, uma circulação circum-antártica desenvolveu-se. A partir do Eoceno, a Austrália começou a se separar da Antártica, porém o alto da Tasmânia do Sul e a Tasmânia impediam uma circulação profunda. No limite entre o Eoceno e Oligoceno, a Austrália encontrava-se mais distante da Antártica e o estreito de Drake (entre a América do Sul e Antártica) se abria, ampliando a circulação. Desta forma, desenvolvia-se uma circulação circum-antártica, estratificando o sul do globo com águas frias. Durante o Oligoceno, glaciações já eram encontradas na Antártica, embora sem a formação de banquisas de gelo. No Neoligoceno, a corrente circum-antártica já era plena ao sul do alto da Tasmânia do

Sul, separada suficientemente da Terra de Victoria, na Antártica. Durante o Mioceno, banquisas de gelo formaram-se na Antártica concomitantemente ao fechamento da passagem da corrente circum-equatorial pelo arquipélago Indonésio.

O clima antártico era anteriormente muito mais ameno, semelhante ao europeu atual (Kennet, 1977), gradativamente tornou-se incompatível para seres ectotérmicos.

Através destas modificações geográficas, o clima terrestre mudou sensivelmente durante o Cenozóico. A fauna e a flora que previamente distribuía-se pela Austrália, Antártica e América do Sul, restringiram-se a América do Sul, Austrália, Nova Zelândia, Tasmânia e ilhas oceânicas meridionais.

Na costa oeste da América do Sul, encontra-se a zona de contato das placas de Nazca e de Cocos com a placa Sul-Americana. Esta convergência de placas causou, durante todo o Cenozóico, em movimentos graduais e cíclicos, o soerguimento da cordilheira Andina por toda a porção ocidental. A partir do Neomioceno, esta cordilheira passou a formar uma grande barreira, impedindo a penetração de ventos úmidos vindos do Pacífico. O clima patagônico antes ameno e uniforme no Paleógeno, tornou-se seco e frio no Plioceno (Báez & Yané, 1979).

Por outro lado, com o soerguimento da cordilheira Andina, a bacia de drenagem precursora do que é hoje a bacia Amazônica e que corria para oeste-noroeste desembocando no litoral da Colômbia, passou a correr para leste, após a formação de um imenso lago no Pleistoceno/Holoceno (Frailey *et al.*, 1988; Campbell, *MS*). A América do Sul transformava-se climatológica e hidrogeograficamente.

4.3. Teorias biogeográficas propostas

Quélidas não se distribuem pela América Central e habitam somente a leste dos Andes, embora exista uma espécie (*Phrynops dahli*) encravada entre as cordilheiras andinas, no norte da Colômbia. Mesmo assim, têm distribuição muito especial, pois com a formação da América Central, fauna e flora das duas américas, do Norte e do Sul, intercambiaram-se, com extinções e diversificações posteriores, sendo que quélidas não invadiram a América Central. Alguma barreira seletiva a este grupo impossibilitou sua dispersão.

No contexto da década de 40, com a teoria da deriva continental iniciando, postulavam-se pontes terrestres para explicar distribuições antagônicas de organismos. Uma ponte terrestre entre a África e a América do Sul explicaria a presença de primatas neste último, uma ponte entre a Ásia e Austrália explicaria a presença de quélidas neste último (formas fósseis de pelomedusóides indianos foram consideradas então como quélidas). Através do conhecimento do fundo dos oceanos, a teoria sobre a existência de pontes foi completamente abandonada, pois eram apenas suposições absurdas para explicar um fenômeno aparentemente absurdo. Raciocinar em termos de deriva continental, onde um continente ancestral se partiria, levando em cada uma de suas partes subpopulações de uma população ancestral, e que com o tempo estas subpopulações divergiriam geneticamente e morfolologicamente, seria muito mais racional.

Simpson (1943b) observando a ausência de quélidas na América Central e sua distribuição na América do Sul somente a leste dos Andes (*Phrynops dahli* ainda não era conhecida), considerou as formas neoguineanas e australianas como provenientes de uma

diferenciação similar, mas independente, da mesma ancestralidade que originou os quelídeos sulamericanos. Os quelídeos australianos provavelmente teriam alcançado este continente pela Ásia, e não via América do Sul. Formas pelomedusóideos consideradas então quelídeos, ou próximas, favoreciam esta teoria.

Darlington (1957), por sua vez, propôs uma pequena variação. Uma dispersão de quelídeos deveria ter ocorrido, talvez transoceânica, da América do Sul para a Austrália.

Mittermeier (1972) comparou a distribuição geográfica da família meiolaníida, família fóssil de criptodiras, com quelídeos e podocnemídeos. Estas três famílias têm uma biogeografia coerente, talvez consequência de um mesmo fenômeno.

Os podocnemídeos distribuíram-se no passado pela África continental, Índia, Europa e América do Sul, porém, apenas um único gênero com uma única espécie é atualmente encontrado em Madagascar (*Erymnochelys*), e dois gêneros (*Peltocephalus* e *Podocnemis*) na América do Sul. O primeiro com uma única espécie e o segundo com seis espécies recentes, as quais se restringem atualmente às bacias dos rios Amazonas, Orinoco e Magdalena, na porção setentrional deste continente. Broin (1988) observa que o gênero *Podocnemis* é exclusivamente sul-americano e certas espécies fósseis referidas a este gênero (e.g., *P. harrisi*, *P. brasiliensis*, *P. argentinensis*, *P. venezuelensis* e *P. geologorum*) necessitam de uma revisão. Kischlat & Azevedo (no prelo) objetivamente retiraram *P. elegans* do gênero *Podocnemis*, baseando-se em características cranianas. As relações entre os sulcos dérmicos sagitais do plastrão podem propiciar maiores conclusões. *P. brasiliensis* e *P. argentinensis* não pertencem ao gênero *Podocnemis*; ambos representam novos gêneros, sendo que *P. brasiliensis* possivelmente pode ser agrupado

com *P. elegans*. *P. harrisi* em verdade é um *Roxochelys* (observação pessoal; Price, 1953) e *P. venezuelensis* pertence a um outro novo gênero (Wood, 1983). "*P.*" *brasiliensis*, "*P.*" *argentinensis*, "*P.*" *elegans*, *Roxochelys*, *Stupendemys* e *Peltocephalus* possuem o sulco interabdominal mais longo que o interfemoral, assim como todos os podocnemídeos europeus e africanos (salvo duas exceções: *Neochelys salmanticensis* e "*Podocnemis*" *stromeri*). Em *Podocnemis* é o inverso.

Meiolanídeos e quelídeos têm uma história mais congruente. Os meiolanídeos distribuíram-se pela Patagônia (Neocretáceo) e por ilhas australianas (Pleistoceno), podendo-se pensar que estas duas famílias dispersaram-se da América do Sul para a Austrália, ou vice-versa, via Antártica.

O fato da América do Sul ter sido conectada à África e à Antártica, e esta por sua vez, à Austrália, é oportuna. Podocnemídeos seriam encontrados na América do Sul e África anteriormente à separação destes dois continentes numa distribuição basicamente inabresiana. Quelídeos e meiolanídeos teriam se dispersado da América do Sul para a Austrália, ou vice versa, via Antártica. A separação total entre a África e a América do Sul aconteceu no Neocretáceo; entre Austrália e Antártica no Eoceno; entre América do Sul e Antártica no Neoceno-Eoligoceno; e o congelamento da Antártica tornou-se virtual no Mioceno, impedindo seres ectotérmicos de sobreviverem (Kenett, 1977).

Broin (1977) observa que a dicotomia entre pelomedusóideos e quelóideos foi anterior ao Aptiano (Eocretáceo), pois o gênero *Platycheloides* (Cretáceo da África) já tem como apomorfia de pelomedusóideos a ausência de escama cervical. Contudo, relaciona o gênero *Platychelys* (Neojurássico da Europa) a uma suposta ance-

stralidade com quelóideos, dada a sua semelhança com *Chelus*. Pritchard & Trebbau (1984) refutam esta relação, pois a característica explicitamente mencionada por Broin (1977) - carenas sagital e parassagital na carapaça - não seria de modo algum semelhante às de *Chelus*. No Jurássico, a África e a América do Sul estavam conectadas. Broin (1977, 1987, 1988) explica que uma população eupleurodira diferenciou-se de sua população ancestral basicamente no sul da América do Sul, colonizando a Austrália e dando origem aos quelóideos. O restante desta população ancestral de eupleurodiras, residente na parte norte da América do Sul e na América do Norte, teria dado origem aos pelomedusóideos. Poder-se-ia então definir duas províncias gondvanianas cretáceas: a primeira com a parte norte e central da América do Sul e a parte norte e centro-leste da África (incluindo a Índia); e a segunda no leste da Patagônia, contactada à Antártica e esta à Austrália. Uma barreira entre estas duas províncias deveria existir, porém de natureza não definida. A ausência de pelomedusóideos na Austrália, tanto a partir da África como da América do Sul, e a ausência de penetração de quelóideos na África, tanto a partir da América do Sul como da Austrália corroboram com esta disposição. Durante o Terciário esta situação continuou e atualmente na América do Sul apenas os quelóideos recuaram das regiões mais austrais, agora frias e secas, inóspitas para ectotérmicos, e invadiram a metade setentrional do continente, permanecendo os pelomedusóideos em sua área setentrional.

Pritchard (1984, 1985) e Pritchard & Trebbau (1984) postularam uma origem austral extrema, possivelmente antártica, para os quelóideos, com a colonização da Austrália e América do Sul proveniente do sul no Cretáceo. A ausência de quelóideos fósseis fora da Austrália e da América do Sul, sua relativa abundância ao

sul dos limites atuais da distribuição dos quelóideos, a surpreendente tolerância dos quelóideos tropicais atuais ao frio (muito mais que podocnemídeos), a maior diversidade de gêneros no subtrópico meridional ao invés do intertrópico e a relativa dificuldade de quelóideos em atravessar braços de mar (embora *Phrynops gibbus* e *Chelus fimbriatus* tenham alcançado as Antilhas e *Chelodina novaeguineae* tenha alcançado a ilha de Roti, perto de Timor, Indonésia) colaboram com esta origem austral. O osso neural citado em Pritchard & Trebbau (1984) e Pritchard (1985) proveniente do Mioceno da península Antártica, poderia representar um quelóide ou um eupleurodira antártico ancestral ou paralelo.

4.4. A inter-relação filogenia e biogeografia

Biogeografia e filogenia estão estritamente relacionadas. Ao se reconstruir a filogenia com base na análise cladística, pode-se testar sua veracidade por meio da biogeografia. O morfótipo atual de uma forma é posterior à cladogênese pois a diferenciação na morfologia é posterior a separação geográfica.

Gaffney (1977), embora não discutindo biogeografia, montou um cladograma da família Chelidae (fig. 3). Podemos observar que o último nó é a separação entre *Chelodina* e *Hydromedusa*, ou seja, conforme a disposição biogeográfica atual, *Chelodina* sendo australasiana e *Hydromedusa* sul-americana, a separação evolutiva entre as duas formas deveria se dar por separação de uma população ancestral em duas partes, uma australiana e outra antártico/sul--americana no Eoceno. Logo, a história evolutiva de toda a família deverá ser muito mais antiga que a separação entre a Antártica e a América do Sul.

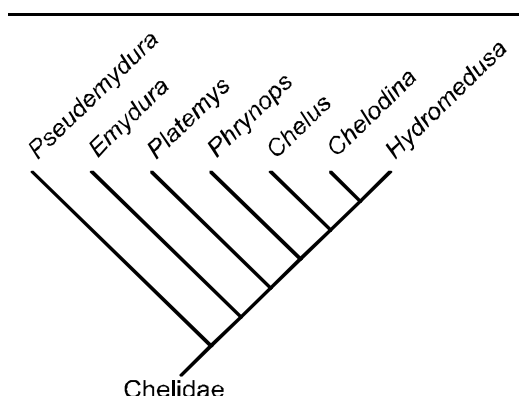


Fig. 3. Relações filogenéticas da família Chelidae (modificado de Gaffney, 1977).

De acordo com esta análise, não se observa uma linhagem australasiana compreendendo conjuntamente *Pseudemydura*, *Emydura* e *Chelodina*, e outra sul-americana compreendendo, por sua vez, *Platemys*, *Phrynops*, *Chelus* e *Hydromedusa*, o que simplificaria em muito uma história biogeográfica.

Restos fósseis de *Hydromedusa* são conhecidos do Eoceno da Patagônia (Wood & Moody, 1976; confirmado por M. de la Fuente *apud* Gasparini *et al.*, 1985). Partindo do princípio que *Hydromedusa* é uma forma especializada e filogeneticamente uma das mais recentes, sendo já morfologicamente presente no Eoceno, observa-se, mais uma vez, que a história evolutiva da família é anterior ao Eoceno. Esta datação é inclusive congruente com a separação entre a Antártica e a América do Sul. Uma rápida análise no cladograma de Gaffney (1977) pode induzir ao raciocínio de que a evolução dos quelóideos tenha primeiro acontecido na Austrália, diferenciando-se os clados *Pseudemydura* e *Emydura*. Houve dispersão de um estoque ancestral para a América do Sul, por via aquática marinha (ativa ou passiva) ou via terrestre (Antártica), onde diferenciaram-se então os clados *Platemys*, *Phrynops* e *Chelus*. Posteriormente,

aconteceu uma nova dispersão por intermédio das mesmas vias para a Austrália, formando o clado *Chelodina*, enquanto que o clado *Hydromedusa* se formava. Tal raciocínio leva em consideração, principalmente, o fenômeno de dispersão em duas etapas: da Austrália para a América do Sul e vice-versa. Wiley (1981) mostra que o fenômeno de dispersão só deve ser levado em consideração se o modelo biogeográfico baseado em vicariância falhar. Desta forma, cladogêneses dentro do continente antártico devem ser levadas em consideração.

Partindo-se do princípio de que as cladogêneses foram em grande parte formadas no continente antártico, pode-se pensar em, pelo menos, fenômenos relacionados a isolamentos periféricos, com barreiras geológicas e/ou climáticas.

4.5. Considerações bioclimáticas

O clima antártico era, nos fins do Mesozóico, subtropical, semelhante ao europeu atual (Kenett, 1977). À medida que este se modificava, cinturões de mesmo ambiente (entenda-se ambiente como o resultado de fatores abióticos: topografia, fotoperiodismo, insolação, temperatura e umidade) migravam (ou se retraíam) em direção norte, tanto pró-Austrália quanto pró-América do Sul, levando suas faunas e floras consigo. Pode-se definir estes cinturões de mesmo ambiente como "cinturões eqüiécios".

Um conceito semelhante de migração ambiental é conhecido da relação entre a floresta e o cerrado durante o Pleistoceno e Holoceno (Haffer, 1979), embora esta migração tenha sido iminentemente longitudinal, a migração dos cinturões eqüiécios antárticos seriam iminentemente latitudinais.

O início de um clado não significa a formação do grupo como hoje se conhece. Sua biologia atual é resultante de todo o processo temporal pós-cladogênese. Logo, o animal poderia "funcionar" de maneira um pouco diferente da atual, respondendo às variações climáticas também de modo um pouco diferente, embora certos hábitos plesiomórficos certamente existirão. Desta forma, uma análise cladística ambiental e ecológica das espécies atuais poderá fornecer uma idéia de como supostos ancestrais "funcionavam".

De acordo com as mudanças climáticas os cinturões eqüiécios migravam, levando consigo suas faunas e floras. Tal fenômeno pode ser também entendido como dispersão, contudo é uma migração ambiental, e não migração de indivíduos ou de espécies através de novos ambientes. Para algumas espécies esta migração ambiental poderia ter sido inviável, já que este, na medida que migra, pode se diferenciar em um outro, parcial ou totalmente, devido aos fatores abióticos locais (e.g., pedologia, ventos, pluviometria). Espécies estenoécias, sem adaptabilidade compatível, extinguiram-se.

O fato é que baseando-se no cladograma de Gaffney (1977), o resultado distributivo pró-Austrália dos gêneros considerados foi gerado em pelo menos três fases: a primeira e a segunda originando *Pseudemydura* e *Emydura* e a terceira, bem depois, originando *Chelodina*. Já a distribuição pró-América do Sul fez-se em, pelo menos, quatro fases: a primeira, segunda e terceira originando *Platemys*, *Phrynops* e *Chelus*, respectivamente, e a quarta, bem depois, originando *Hydromedusa*.

Talvez a melhor denominação para os clados seria pró-*Pseudemydura*, pró-*Emydura*, pró-*Chelodina*, pró-*Platemys*,

pró-*Phrynops*, pró-*Chelus* e pró-*Hydromedusa*, pois as autapomorfias de cada clado só foram adquiridas com o tempo, posteriormente a cladogênese.

Broin (1987) em um trabalho preliminar sobre meiolaníidas e quelíidas fósseis do Campaniano-Eomaastrichtiano (Neocretáceo) da Argentina, observa que quelóideos já estavam diferenciados, com muitos gêneros atualmente extintos ou ancestrais dos atuais em algumas modificações. Mesmo as formas "paraquelíidas" descritas por Staesche (1929), Fuente (1986) e Broin (1987, 1988) poderiam ser também um resultado distributivo pró-América do Sul de espécies com adaptabilidade incompatível com a migração dos cinturões eqüiécios até tempos mais recentes.

Em virtude do comentário de Broin (1987) no que se refere à semelhança de algumas formas do Cretáceo sul-americano ao gênero australasiano *Emydura*, não se pode deixar de levar em consideração o fato de que *Pseudemydura* e *Emydura* (ou mesmo os demais gêneros atuais) tenham tido uma distribuição ampla o suficiente para compreender a Austrália, a América do Sul e a Antártica; e que hoje em dia seriam relíquias. Caso provado para *Pseudemydura* em relação ao continente australiano.

4.6. Considerações biogeográficas atuais

Só após uma análise cladística de todos os quelóideos é que pode-se começar a entender sua biogeografia. Porém, é certo que o cladograma de Gaffney (1977) (fig. 3), para os gêneros atuais, mostra um caminho filogenético já completo no Eoceno, sendo que a história biogeográfica pós-eocênica só aparecerá ao se estudar cladisticamente as espécies atuais, pois as diferenciações entre

os gêneros atuais já tinham se completado anteriormente a esta época.

Na medida que estuda-se a biogeografia atual, pode-se identificar, a grosso modo, certas áreas caracterizadas por determinadas espécies, mencionadas a seguir:

1. Área Amazônica: *Platemys* (P.) *platycephala*, *Phrynops* (M.) *gibbus*, *Phrynops* (B.) *raniceps*, *Phrynops* (P.) (r.) *rufipes*, *Phrynops* (P.) (g.) *tuberosus* e *Chelus fimbriatus* (quélidas); *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis expansa* e *Podocnemis sextuberculata* (podocnemíidas).
2. Áreas periféricas atualmente à Amazônia, levando a crer em especiação por isolamento periférico (*sensu* Wiley, 1981): *Phrynops* (B.) *dahli* (quélida) e *Podocnemis lewyana* (podocnemíida) (bacia do rio Magdalena, separado da Amazônia pela cordilheira Oriental Andina), e os quélidas *Phrynops* (B.) *zuliae* (bacia de Maracaibo, separado da Amazônia pela cordilheira do Mérida e da bacia do rio Magdalena pela serra de Perija) e *Phrynops* (B.) *nasutus* (região güianiana).
3. Área do Pantanal, bacia do rio Paraná, bacias litorâneas e adjacências ao sul do estado do Paraná (todos quélidas): *Platemys* (A.) (r.) *macrocephala*, *Platemys* (A.) (s.) *spixii*, *Platemys* (A.) (s.) *pallidipectoris*, *Phrynops* (M.) *vanderhaegei*, *Phrynops* (B.) "*matogrossensis*", *Phrynops* (P.) (g.) *geoffroanus*, *Phrynops* (P.) (g.) *williamsi*, *Phrynops* (P.) (g.) *hilarii* e *Hydromedusa tectifera*.
4. Área sudeste do Brasil (todos quélidas): *Phrynops* (M.) *hogeii*, *Phrynops* (P.) (g.) "*fluminensis*" e *Hydromedusa maximiliani*.
5. Áreas compreendidas por bacias litorâneas e bacia do rio São Francisco: *Phrynops* (P.) (g.) "*nordestinensis*" (no nordeste do

Brasil, nas bacias litorâneas dos estados ao norte da bacia do rio São Francisco), *Phrynops* (P.) (g.) *depressus* (nas bacias litorâneas dos estados da Bahia e Espírito Santo), *Phrynops* (P.) (g.) *viridis* e *Phrynops* (P.) (g.) *waglerii* (na bacia do rio São Francisco, ?alopatricamente).

Algumas espécies transcendem estas áreas: *Platemys* (A.) (r.) *radiolata* distribui-se por todo o litoral do Brasil; *Platemys* (P.) *platycephala* é encontrada também nas gúianas, contudo com variação morfológica (Ernst, 1983); *Phrynops* (M.) *gibbus*, espécie considerada por muito tempo amazônica, também é encontrada na bacia do rio Paraguai (McDiarmid & Forster, 1987), nas gúianas e Venezuela (Mittermeier et al., 1978) e no nordeste do Brasil (como atestam os exemplares MNRJ(H) s/nº e DGM(RR) 041, 043, 319 e 328). *Hydromedusa tectifera* é também encontrada na área sudeste do Brasil (MNRJ(H) 1049).

Deste modo, observa-se que as espécies de *Phrynops* (*Phrynops*) (*geoffroanus*) tendem a ser específicas para cada bacia hidrográfica nas regiões Norte, Nordeste e Sudeste do Brasil. Nas regiões Centro-Oeste e Sul, este complexo é formado por três espécies - *P.* (P.) (g.) *geoffroanus*, *P.* (P.) (g.) *hilarii* e *P.* (P.) (g.) *williamsi* - em simpatrias variáveis.

Hydromedusa tectifera tem sua distribuição meridional à distribuição de *H. maximiliani*, embora haja uma simpatria parcial nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Iverson, 1986). Sabe-se, contudo, que são alotópicas, *H. maximiliani* prefere ambientes lóticos e *H. tectifera* ambientes lênticos.

Platemys (A.) (r.) *radiolata* e *P.* (A.) (s.) *spixii* têm alopatria semelhante em área à distribuição das *Hydromedusae* (vide Rhodin et al., 1984; Iverson, 1986), sendo relativamente

sintópicas e habitando regiões pantanosas costeiras (Groombridge & Wright, 1982; Rhodin *et al.*, 1984; observação pessoal).

5. AMBIENTES DE VIDA E ECOLOGIA

5.1. *Habitat*

Quélidas são caracterizados por habitarem ambientes flúvio-lacustres, incluindo pântanos, lagoas, lagos, rios, riachos, etc., ou seja, de água-doce (Ogilby, 1903; Goeldi, 1906; Freiberg, 1947, 1971; Goode, 1967; Pritchard, 1967, 1979; Cann, 1978; Cogger, 1982; Groombridge & Wright, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.), embora certas espécies possam habitar ambientes estuarinos (e.g., *Chelodina siebenrocki*, habitante da Nova Guiné) (Rhodin & Mittermeier, 1976). Na América do Sul existem representantes que habitam lagoas costeiras (e.g., *Platemys radiolata* na lagoa de Maricá) todavia esta geralmente restringe-se a locais cuja salinidade é baixa (observação pessoal).

Pritchard & Trebbau (1984) citam registros de espécies sul-americanas continentais também encontradas em ilhas, tendo elas atravessado, passiva ou ativamente, braços de mar. *Chelus fimbriatus* é conhecida por uma população restrita, mas reprodutivamente ativa, em Trinidad. Esta espécie é freqüentemente encontrada com cracas na carapaça e talvez tenha alcançado Trinidad levada pela descarga do rio Orinoco. *Phrynops gibbus* é também conhecido de Trinidad. Um espécimen de *Hydromedusa tectifera* com a carapaça infestada de cracas é relatado da Argentina. Cracas demonstram um longo período de permanência em águas, no mínimo, salobras.

Ilhas costeiras podem também ser habitadas por algumas espécies. *Hydromedusa tectifera* e *H. maximiliani* são encontradas nas ilhas de Santa Catarina (estado de Santa Catarina, Brasil) e na de São Sebastião (estado de São Paulo, Brasil), respectivamente

(Müller, 1968). *Platemys radiolata* também é conhecida das ilhas de Cabo Frio e Santana (MNRJ 3803 e 3805, respectivamente) (estado do Rio de Janeiro, Brasil) (Guedes & Caramaschi, 1988).

Hydromedusa maximiliani é característica de rios de montanhas, com águas frias, límpidas e altamente oxigenadas (Goeldi, 1906; Luederwaldt, 1946; Barth, 1958). A ocorrência insular desta espécie está provavelmente relacionada a variações no nível do mar durante, pelo menos, o Pleistoceno. A ilha de São Sebastião, localizada nas adjacências da serra do Mar e na plataforma continental, era ligada ao continente.

H. tectifera e *P. radiolata*, habitantes de baixadas litorâneas e, potencialmente, eurialinos, podem ter tido uma dispersão mais ativa, embora não seja descartada uma colonização também conseqüente das variações no nível do mar no passado.

Goode (1967), Pritchard (1979) e Pritchard & Trebbau (1984) relataram ainda uma forma australasiana (*Chelodina novaeguineae*) na ilha de Roti, perto de Timor, Indonésia. Novamente, a variação no nível do mar explicaria sua presença lá, por sua vez falharia em explicar sua ausência em diversas outras ilhas próximas.

De um modo geral, quelíidas habitam ambientes lênticos (Goeldi, 1906; Goode, 1965a, 1967; Pritchard, 1967, 1979; Cann, 1978; Cogger, 1982; Groombridge & Wright, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984; Brooker & Wombey, 1986; Chessman, 1988; etc.) porém, existem exceções onde o ambiente lótico é a regra: *Emydura latisternum* (Cogger, 1982), *E. leukops* (Legler & Cann, 1980) (formas australianas), *Phrynops williamsi* (Hensel, 1868; Rhodin & Mittermeier, 1983) e *Hydromedusa maximiliani* (Goeldi, 1906; Luederwaldt, 1926) (formas sul-americanas) são normalmente encontradas em rios com correnteza forte, com águas claras e límpidas. As formas de ambiente lêntico podem também ser

encontradas em ambientes intermediários, todavia as formas de ambiente lótico são mais exigentes.

Formas também adaptadas ao ambiente terrestre são conhecidas: formas sul-americanas como *Platemys platycephala* e certas espécies de *Phrynops (Batrachemys)* (*P. tuberculatus*, *P. dahli* e *P. zuliae*) são conhecidas por se deslocarem livremente pelo ambiente terrestre (Zangerl & Medem, 1958; Bour, 1973; Vanzolini et al., 1980; Pritchard & Trebbau, 1984), assim como a forma australiana *Pseudemydura umbrina* (Groombridge & Wright, 1982).

Quélidas australasianos são capazes de fazer deslocamentos terrestres a procura de locais de nidificação ou parceiros sexuais em resposta a fatores sazonais, ou quando o *habitat* torna-se desfavorável durante secas ou por causa da redução do estoque alimentar. Grandes variações na disponibilidade hídrica e alimento ocorrem regularmente em regiões desérticas sendo que as espécies que aí vivem (*Pseudemydura umbrina*, *Chelodina rugosa* e *C. longicollis*) tendem a ter grande mobilidade terrestre e capacidade de estivar, escapando destas condições desfavoráveis e recolonizando, posteriormente, o ambiente quando as condições tornam-se favoráveis novamente (Gibbons, 1970 e 1986; Legler, 1981; Burbidge, 1981; Grigg et al., 1986; Chessman, 1983; Kennett & Georges, 1990).

A forma do casco pode ser relacionada ao ambiente de vida. Carapaça tuberculada é encontrada em *Chelus fimbriatus* e *Hydromedusa tectifera*, estando relacionada a um modo de vida sedentário em ambiente lântico. Carapaças lisas e hidrodinâmicas são relacionadas a correntezas fortes (e.g., *Emydura leukops*, *Phrynops williamsi*, *Hydromedusa maximiliani*). Todavia, esta relação não é necessariamente direta; espécies velozes, ainda que habitantes de ambientes lânticos, tendem a ter cascos

hidrodinâmicos (e.g., *Emydura dentata* e as *Chelodinae*) (Legler & Cann, 1980; Cann, 1978).

5.2. Dietas, estratégias de alimentação e ecologia

Quélidas têm dieta essencialmente carnívora, alimentando-se de esponjas, vermes, larvas e adultos de insetos aquáticos e mesmo terrestres, crustáceos, moluscos, peixes, girinos e anfíbios adultos (Gray, 1863; Goeldi, 1906; Luederwaldt, 1926; Freiberg, 1947, 1971; Medem, 1960a, 1966; Goode, 1967; Pritchard, 1967, 1979; Cogger, 1982; Rhodin & Mittermeier, 1976; Holmstrom, 1978; Cann, 1978; Legler, 1978; Legler & Cann, 1980; Burbidge, 1981, 1983; Rhodin *et al.*, 1984; Georges, 1982; Groombridge & Wright, 1982; Chessman, 1983, 1984, 1986; Pritchard & Trebbau, 1984; Georges *et al.*, 1986; Wise *et al.*, 1989; etc.), embora frutos diversos e matéria vegetal, em geral, possam ser deglutidos, voluntária ou involuntariamente, não sendo incomum em certas espécies como *Emydura dentata*, *E. macquarii*, *E. australis*, *E. krefftii*, *Chelodina novaeguineae*, *Phrynops gibbus*, *P. dahlí* e *P. rufipes* (Gray, 1863; Siebenrock, 1904; Medem, 1966, 1974; Legler, 1976; Cann, 1978; Legler & Cann, 1980; Georges, 1982; Groombridge & Wright, 1982; Chessman, 1986; etc.); sendo também relatado para *Phrynops hogei* e *Hydromedusa maximiliani* (R. da Rocha-e-Silva, comunicação pessoal). Georges (1982) menciona que *E. krefftii* tende a ser carnívora quando jovem, contudo à medida em que cresce tende à onivoria. Cabrera *et al.* (1986) relatam que *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops hilarii* alimentam-se também de aves.

Pritchard (1984) definiu três tipos diferentes de estratégias extremas de pesca, se bem que algumas espécies possam utilizar mais de uma simultaneamente. Foram definidas como "por

iscagem" ("*angling*"), "por enredamento" ("*netting*") e "por arpoamento" ("*spear-fishing*").

A pesca "por iscagem" tem em *Macrocllemmys temmincki*, um criptodira, seu representante típico dentre os quelônios. Esta espécie tem o corpo muito camuflado e permanece no fundo com a boca aberta, onde apenas a língua de cor avermelhada, parecendo um verme, é conspícua. À medida que uma presa se aproxima para morder esta isca a boca fecha-se rapidamente.

A pesca "por enredamento" consiste no animal se prostrar imóvelmente no fundo de águas turbas e, por meio de órgãos sensoriais mecanorreceptores, distinguir a presença da presa na vizinhanças, abrindo então a boca repentinamente, criando assim um vácuo e sugando a presa. Especializações morfológicas como uma ampla boca, dobras no canto da boca, músculos e aparato hióide bem desenvolvidos, franjas altamente inervadas na cabeça e pescoço para detecção de ondas, pescoço alongado, tímpanos ampliados e dispostos de maneira "estereoscópica" para localização e mira, músculos Longuíssimos do Dorso hipertrofiados, para a rápida movimentação da cabeça e pescoço, e camuflagem são necessários. Por outro lado os olhos estão pouco desenvolvidos, não tendo grande função na localização de presas em águas turbas. O representante típico é *Chelus fimbriatus* (vide Holmstrom, 1978; Pritchard, 1984; Pritchard & Trebbau, 1984, e Wise et al., 1989).

A pesca "por arpoamento" consiste no animal arremessar sua cabeça a distâncias relativamente grandes, abrindo a boca repentinamente e abocanhando a presa. Desta forma, na medida em que a localização visual é importante, seus representantes devem habitar ambientes com águas suficientemente transparentes. Como representantes típicos encontramos os gêneros *Chelodina* e *Hydromedusa* (vide Legler, 1978; Chessman, 1983, e Pritchard, 1984). Especializações morfológicas como crânio achatado em forma

de cunha e bem hidrodinâmico, boca ampla com dobras no canto, incisuras caudal e lateral do crânio muito desenvolvidas, onde localizam-se os músculos depressores da mandíbula, pescoço muito alongado podendo ser mais longo que o comprimento da carapaça, órbitas dispostas rostralmente para visão binocular, possibilitando a avaliação da distância e mira, e vértebras cervicais com processos transversos muito desenvolvidos são necessários.

Embora *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa* possam ser caracterizados por táticas de pesca especializadas, os demais gêneros desta família (os australasianos *Pseudemydura* e *Emydura*, e os sul-americanos *Platemys* e *Phrynops*) seguem um padrão menos especializado. De um modo geral localizam a presa visualmente. Também utilizam o tato por meio do par de barbelas mentuais e dos tubérculos do pescoço (quando presentes). Estes aumentam a acuidade mecanorreceptiva e providenciam camuflagem, sendo mais desenvolvidos em espécies carnívoras (Legler & Winokur, 1979).

O desenvolvimento e mesmo a quantidade de barbelas está relacionados à alimentação bentofágica, onde o tato tem uma função importante. *Pseudemydura*, *Platemys*, *Phrynops* e alguns *Emydurae* possuem um par de barbelas, com graus variados de desenvolvimento. Outras espécies de *Emydura* e o gênero *Hydromedusa* não possuem barbelas (Pritchard, 1967; observação pessoal) e algumas *Chelodinae* podem mesmo possuir barbelas extranumerárias (Goode, 1965b). Deve-se atentar que a presença de barbelas é plesiomórfica para os gêneros, impossibilitando sua relação direta (necessidade) ao tato e/ou à bentofagia. Realmente uma análise deve ser dirigida para o grau de desenvolvimento destas barbelas, porém sua ausência indica a perda deste tipo de mecanorrecepção por meio destes órgãos.

O epitélio do pescoço pode ser liso, enrugado ou tuberculado. A presença de tubérculos grandes e pontudos é autapomórfica para quélidas, estando presente em *Pseudemydura umbrina*, *Emydura* (El.) (l.) *latisternum*, *Emydura* (El.) (d.) *novaeguineae*, *Emydura* (R.) *leukops*, *Platemys* (P.) *platycephala*, *Platemys* (A.) (s.) *spixii*, *Platemys* (A.) (s.) *pallidipectoris*, *Phrynops* (B.) *tuberculatus* e *Chelodina* (l.) *longicollis* (Spix, 1824; Duméril & Bibron, 1835; Gray, 1844, 1855, 1871; Boulenger, 1889; Siebenrock, 1907, 1909; Vogt, 1911; Luederwaldt, 1926; Freiberg, 1940, 1945, 1947, 1971; Saporiti, 1943; Goode, 1967; Pritchard, 1967, 1979; Cann, 1978; Legler & Winokur, 1979; Legler & Cann, 1980; Cogger, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.) com distribuição dorsal, ventral e lateral variável, sendo ausente em pelomedusóideos recentes.

Burbidge (1983) indica *Vulpes vulpes*, *Canis dingo* e *Canis familiaris* (Canidae, Carnivora, Mammalia) como predadores de *Pseudemydura umbrina*. Thompson (1983) relata além de *V. vulpes*, *Hydromys chrysogaster* (Muridae, Rodentia, Mammalia), *Varanus varius* e *V. gouldii* (Varanidae, Squamata, Reptilia) e *Corvus coronoides* (Corvidae, Passeriformes, Aves) como predadores de ovos de *Emydura macquarii* e *Chelodina longicollis*. Zangerl & Medem (1958) relatam que *Phrynops dahli* é predada por aves de rapina. Um casco de *Platemys radiolata* (EEK 056) foi encontrado na saída de uma toca de *Speotyptus cunicularia* (Strigidae, Strigiformes, Aves) na margem da lagoa de Maricá (estado do Rio de Janeiro, Brasil). Este espécimen mostra marcas de antigos ferimentos já cicatrizados, de forma que já fora atacado uma outra vez, ferido, mas tendo sobrevivido.

Nativos da Nova Guiné (Rhodin & Mittermeier, 1976) e da Austrália (Thompson, 1983), além de índios sulamericanos (Wied, 1821; Goeldi, 1906; Pritchard & Trebbau, 1984) costumam se

alimentar da carne de quélidas, embora todos os membros da família, variavelmente, exalem um forte odor quando são segurados com a mão.

5.3. Considerações morfo-fisiológicas

Quélidas resistem a temperaturas muito baixas (Bour, 1973; Pritchard, 1984, 1985; Pritchard & Trebbau, 1984), todavia em regiões frias costumam permanecer letárgicas no inverno (e.g., *Platemys radiolata*, *P. spixii*, *P. pallidipectoris*, *Hydromedusa tectifera*) (Schnee, 1900; Freiberg, 1947, 1971). Em regiões secas, costumam estivar no verão (e.g., *Pseudemydura umbrina*, *Chelodina longicollis*, *C. steindachneri*, *C. novaeguineae*, *C. rugosa*, *Phrynops dahli*) (Zangerl & Medem, 1958; Cann, 1978; Groombridge & Wright, 1982; Chessman, 1983; Grigg et al., 1986). A hibernação se dá enterrada em terra firme, na lama ou submersa (Zangerl & Medem, 1958; Freiberg, 1971); já a estivação se dá em terra firme, escondida em tocas ou sob folhas (Groombridge & Wright, 1982). Smith & James (1958) observam que a maioria dos quelônios que hibernam submersos possuem bolsas cloacais, auxiliares responsáveis pela respiração em períodos de hipometabolismo; estas bolsas são conhecidas em todos os gêneros, exceto *Pseudemydura* que estiva no seco, tendo desenvolvimento variável.

Alguns membros desta família costumam tomar banhos-de-sol regularmente (*Emydura*, *Platemys* e *Phrynops*) e outros raramente (*Pseudemydura* e *Chelodina*) (Bohls, 1995; Medem, 1960c; Bour, 1973; Rhodin & Mittermeier, 1976; Legler, 1978; Webb, 1978; Burbidge, 1981; Groombridge & Wright, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984; Brooker & Wombey, 1986; Chessman, 1987, etc.) para controle térmico. F. Medem apud Holmstrom (1978) (contra Pritchard & Trebbau, 1984) cita *Chelus fimbriatus* tomando banhos de sol na

superfície de águas tranqüilas. São desconhecidos dados sobre as *Hydromedusae*.

5.4. Dimorfismo sexual, corte nupcial, nidificação, postura e ovos

O dimorfismo sexual pode ser altamente marcado, ou não. Machos são caracterizados pelo tamanho menor, presença de concavidade plastral, casco mais achatado, cauda mais longa e grossa e, às vezes, pela forma diferente dos processos caudais do plastrão (Medem, 1960c; Goode, 1967; Cogger, 1982; Cann, 1978; Pritchard & Trebbau, 1984; Bour & Pauler, 1987; etc.). Contrariamente, existem outras espécies em que o macho é maior que as fêmeas (e.g., *Pseudemys umbrina*, *Platemys platycephala*) (Groombridge & Wright, 1982; Pritchard & Trebbau, 1984) ou não se diferencia destas (e.g., *Chelodina longicollis*, *Phrynops gibbus*) (Kennett & Georges, 1990; Pritchard & Trebbau, 1984).

Murphy & Lamoreaux (1978) descreveram a corte nupcial e o comportamento copulatório entre machos e fêmeas de *Emydura macquarri*, *E. latisternum* e *Chelodina longicollis*. Esta corte dá-se na água e comporta elementos precoitais e coitais, culminando no cavalcamento do macho na fêmea.

A nidificação pode ser feita escavando-se covas no solo de barrancas dos rios, lagoas e charcos (Harrington, 1933; Goode, 1965b e Vestjens, 1969, para *Chelodina longicollis*; Molina, 1989, para *Phrynops (P.) (geoffroanus)*) ou diretamente no solo da floresta, sendo recoberto com folhas mortas que aumentam a temperatura, devido à decomposição destas (Pritchard & Trebbau, 1984, para *Platemys platycephala*).

Sabe-se que as posturas e o tempo de incubação dos ovos estão relacionados com estações chuvosas e secas (Pritchard & Trebbau, 1984; Legler, 1985; Bour & Pauler, 1987; etc.), podendo

ocorrer até cinco ninhadas anuais (e.g., *E. leukops*, Legler & Cann, 1980). O número máximo de ovos por ninhada chega a 30 (e.g., *Phrynops tuberosus*, Pritchard & Trebbau, 1984). *Platemys platycephala*, entretanto, só coloca um ovo por vez (Pritchard & Trebbau, 1984).

Os ovos podem ser alongados ou redondos, grandes ou pequenos em relação ao tamanho do animal, com casca quebradiça ou flexível. Legler (1985) relaciona estas características a fatores ambientais e filogenéticos. Por outro lado, Pritchard & Trebbau (1984) observam que as espécies maiores tendem a por muitos ovos pequenos e arredondados.

6. O MATERIAL DA FORMAÇÃO TREMEMBÉ, BACIA DE TAUBATÉ

6.1. Sistemática

Família *Chelidae* Lindholm, 1929 (1825)

Subfamília *Chelinae* Lindholm, 1929 (1825)

Infra-família *Chelinei* Lindholm, 1929 (1825)

Tribo *Chelini* Lindholm, 1929 (1825)

Subtribo *Phrynopina* Bour & Dubois, 1985

Gênero *Phrynops* Wagler, 1830

Subgênero *Phrynops* Wagler, 1830

P. (P.) (superespécie geoffroanus) (Schweigger, 1812)

Gênero *Phrynops* Wagler, 1830

Espécie-tipo: *Emys geoffroana* Schweigger, 1812.

Subgêneros incluídos: *Batrachemys* Stejneger, 1909; *Mesoclemmys* Gray, 1873; *Phrynops* Wagler, 1830.

Distribuição: Neomioceno da Argentina ao Recente na América do Sul.

Subgênero *Phrynops* Wagler, 1830

Espécie-tipo: *Emys geoffroana* Schweigger, 1812.

Superespécies incluídas: *P. (P.) (geoffroanus)* (Schweigger, 1812);
P. (P.) (rufipes) (Spix, 1824).

Superespécie *P. (P.) (geoffroanus)* (Schweigger, 1812)

Espécie-tipo: *Emys geoffroana* Schweigger, 1812.

Espécies (= morfótipos) tentativamente incluídos: *P. (P.) (g.) depressus* (Merrem, 1820); *P. (P.) (g.) geoffroanus* (Schweigger, 1812); *P. (P.) (g.) hilarii* (Duméril & Bibron, 1835); *P. (P.) (g.) paranaensis* (Wieland, 1923); *P. (P.) (g.) tuberosus* (Peters,

1874); *P. (P.) (g.) viridis* (Spix, 1824); *P. (P.) (g.) waglerii* (Duméril & Bibron, 1835); *P. (P.) (g.) williamsi* Rhodin & Mittermeier, 1983; *P. (P.) (g.) "fluminensis"*; *P. (P.) (g.) "nordestinensis"*.

Diagnose: Cascos grandes e amplos, cavado sagital ausente, crista sagital baixa ou inexistente, tubérculos sagitais fracos ou ausentes, tubérculos parassagitais ausentes, faces viscerais dos periferais IV a VII em "U"; coloração do casco dorsalmente escura, reticulada ou não, ventralmente clara (branquicenta ou de amarelada a avermelhada), padrão variável de manchas escuras ou vermelhas podendo existir no plastrão. Padrão de costuras e de disposição das escamas, de suturas e de disposição dos ossos do casco típicos de eupleurodiras. Série-neural compreendendo de seis a sete ossos, interrupta ou não. Crânio achatado e largo (não tanto quanto *Chelus*), arco parietoesquamosal presente, incisura lateral desenvolvida embora bem menos que em *P. (Batrachemys)*, espessamentos palatinos ausentes, cristas rostralateral e caudolateral do esquamosal altas, delgadas e virtualmente paralelas. Comprimento da cabeça de 17-20% do comprimento da carapaça (Pritchard & Trebbau, 1984), sem apêndices dérmicos, com um banda negra percorrendo lateralmente do focinho à membrana timpânica, sobrepondo-se no olho. Região gular podendo ou não possuir padrão variável de manchas escuras sobre fundo claro.

Distribuição: Neomioceno-Plioceno da Argentina ao Recente da América do Sul a leste do Andes.

Como já citado anteriormente, o gênero *Phrynops*, não pode, no atual estado de conhecimento, ser diagnosticado a não ser citando características gerais e plesiomórficas. O problema em

relação ao subgênero *Phrynops* não é diferente. O conhecimento atual em relação à *P.(P.) (r.) rufipes*, é limitado e a morfologia do crânio é atualmente desconhecida. *P.(P.) (geoffroanus)* é um grupo de morfologia semelhante, que pode ser diagnosticado. Todavia a polarização das características necessita de maiores investigações.

6.2. Citações

Chelonia indeterminados Paula-Couto, 1958:005

Carapaça de Quelônio Mezzalira, 1964:088.

Chelonia, Pleurodira, Chelyidae, Dois gêneros, possivelmente
Paula-Couto, 1970:922.

Undescribed chelids [...] at Tremembé... Wood & Patterson,
1973:006.

Testudines, Pleurodira, Chelyidae, Posiblemente dos géneros Báez
& Gasparini, 1977:176.

...new taxa of [...] chelids... Wood, 1979:597 (*partim*).

Chelidae indet. Campos & Broin, 1981:211.

Chelidae of Tremembé Broin, 1987:135.

Chelidae Indéterminés Broin, 1988:140.

Chelidae indeterminada Mezzalira 1989:111.

Paula-Couto (1970) e Báez & Gasparini (1977) observam que possivelmente dois gêneros poderiam ser encontrados no material da formação Tremembé. O material fóssil estudado, que segundo informações colhidas parece ser todo o material coletado nesta formação, não suporta a afirmação de que dois gêneros poderiam existir. A variabilidade morfológica encontrada ou está dentro da variabilidade encontrada no material zoológico ou não se possui

embasamento suficiente para concluir sobre autapomorfias sem um estudo das espécies zoológicas. Talvez, na redefinição cladística zoológica dos subgêneros e superespécies do gênero *Phrynops* poder-se-á chegar a maiores conclusões baseando-se em apomorfias, o que foge do objetivo deste trabalho.

Desta forma, não procurou-se denominar os exemplares fósseis estudados. Qualquer denominação além da superespécie é falaciosa e sofismática. Assim todos os espécimens a serem descritos serão denominados "*Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)* sp."

Por outro lado o agrupamento de espécimens ficou prejudicado pela certa inconsistência nas características em comum assinaladas, não se diferenciando grupos homogêneos, mas sim mosaicos com características ora encontradas neste ora naquele espécimen. Todavia os espécimens DGM 300-R e 1482-R mostram um espessamento relativo dos ossos do plastrão, por outro lado o DGM 301-R, 1484-R e 1485-R mostram morfologia geral semelhante. As medidas referentes aos espécimens estudados encontram-se nas Tabelas 1 e 2.

6.3. Descrição

6.3.1. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)* sp. [1]

Material: DGM 300-R.

Espécimen formado por seis impressões do casco e alguns ossos da carapaça e do plastrão.

A carapaça está representada por quatro impressões. A primeira (porção "A", est. 4, fig. A e B) compreendendo (totalmente ou parcialmente) os neurais I a IV, pleurais direitos

e esquerdos I a IV, e periferais direitos IV e V (completos) e esquerdos III, IV e V. A segunda (*porção "B"*, est. 4, fig. A e B), embora não possua qualquer encaixe com o bloco da porção anterior e esteja bastante incompleta, morfologicamente é a sua continuação. Possui a impressão dos periferais VII, VIII e IX, pleurais IV a VIII (direitos e esquerdos, completos ou incompletos) e nenhum neural. A terceira (*porção "C"*, est. 5, fig. A e B) é a superfície ventral do bordo caudal da carapaça. Compreende os periferais X direito parcialmente, XI direito totalmente e esquerdo parcialmente, pigal, suprapigal e pleural VIII direito parcial, além de vértebras caudais ideterminadas e pouco evidentes. A quarta (*porção "D"*, est. 6, fig. A e D) é uma impressão ventral parcial do casco que mostra principalmente o plastrão, todavia com vistas do pleural I direito e dois corpos truncovertebrais indeterminados.

O plastrão está representado por três impressões. A primeira (*porção "D"*, est. 6, fig. A e D) está muito distorcida. Inclui parte da superfície ventral da carapaça (incluindo o pleural I direito) e a metade cranial do plastrão, incluindo o lobo cranial e parte da ponte (impressões de ambos os epiplastrões, entoplastrão, ambos os hioplastrões e as porções craniais de ambas as lâminas dos hioplastrões). A segunda (*porção "E"*, est. 6, fig. B e D) e a terceira (*porção "F"*, est. 6, fig. C e D) são difíceis de se interpretar, porém parece que pertencem ao plastrão, embora não se possa individualizar qualquer osso ou mesmo determinada região.

Ossos periferais e um pleural parcial estão presentes (*porção "G"*, est. 7, fig. A, B, C, D e E): extremidade lateral do pleural direito VI; periferais esquerdos III (parcial), VI e VII

(completos) e VIII (sem o bordo) (VI, VII e VIII articulados), direitos IV (sem a lâmina dorsal), VII (porção dextrógira), VIII (sem o bordo) e IX (porção centrípeta) (VII, VIII e IX articulados entre si e com o pleural VI).

Os ossos do plastrão (porção "H") são poucos e encaixam-se na impressão do plastrão (porção "D"), compreendendo fragmentos de entoplastrão, epiplastrão direito e hipoplastrão direito.

Carapaça

Porções "A" e "B"

As impressões vasculares são pouco ou nada evidentes, variando conforme o local. Fontanelas, se presentes, apenas as periferopleurais, pois os periferais presentes (III, IV e V) nas impressões aparentemente não possuem as faces articulares pleurais formadas, ou seja, não mostrando sutura periferopleural; a lâmina dorsal arqueada centripetamente.

Série neural composta por quatro ossos (no mínimo) em continuidade. Neural I elíptico alongado, II, III e IV hexagonais lanciformes de ápice direcionado caudalmente. Como o neural IV é hexagonal, é possível ter existido um neural V, que caso tenha sido o último, seria então provavelmente pentagonal. Suturas neuropleurais V-IV corroboram com a presença de um neural V. Suturas interpleurais VII-VII e VIII-VIII precluem a existência de neurais VII e VIII, porém não há informações sobre o neural VI.

Sutura interpleural VII-VII mais curta que a VIII-VIII, fazendo com que o pleural VII seja sagitalmente mais estreito que os pleurais VI e VIII. Também sendo mais estreito em toda a sua extensão que os demais pleurais.

Cavado sagital provavelmente raso, os pleurais I, II e III do lado direito mostram uma crista sagital baixa e muito arredondada.

Escama vertebral I mais ampla que as demais, II provavelmente mais ampla que a III, esta maior que a IV. Sulcos intervertebrais cruzando os neurais I e III na metade caudal; o neural V provavelmente deveria ou também ser assim cruzado ou dispor-se cranialmente ao sulco intervertebral III-IV. O sulco intervertebral I-II é medialmente nos pleurais I convexo cranialmente, porém sagitalmente no neural I é côncavo cranialmente. O sulco intervertebral II-III é o inverso, ou seja, medialmente nos pleurais III é côncavo cranialmente, sagitalmente no neural III é convexo cranialmente.

Sulcos intercostais nos pleurais II, IV e VI. O sulco intercostal III-IV é distante da sutura interpleural VI-VII sendo virtualmente paralelo a esta. Sulcos costovertebrais nos pleurais I e VIII.

Periferais IV e V com leve crista lateral e cavado lateral muito raso, compreendendo transversamente os sulcos intermarginais IV-V e V-VI, respectivamente.

Porção "C"

Observa-se os sulcos intermarginais X-XI e XI-XII nos periferais X e XI, assim como o XII-XII no pigal. Pigal alongado, com a sutura suprapigopigal mais curta que sua extensão craniocaudal. Bordo do periferal X mais longo que o do XI, este provavelmente mais curto que o do pigal. Sutura suprapigoperiferal XI não paralela à linha de inserção da pele, mas diagonalmente disposta, afastando-se desta conforme aproxima-se do pleural VIII. Assim o suprapigal possui uma forma trilateral caudalmente. Face articular ilíaca não conservada.

A linha de inserção da pele está sempre bem marcada, porém as impressões vasculares estão pouco ou nada evidentes.

Porção "D"

Pleural I mostrando a face articular hioplastral relativamente larga, pouco profunda e com as margens baixas e pouco cortantes, bem distante da sutura interpleural I-II.

Dois corpos truncovertebrais indeterminados. O primeiro, em vista lateral entre as lâminas dos hioplastrões, mostra ser alto e prismático triangular, com o processo ventral delgado e um pouco côncavo e arqueado; dorsalmente observa-se a presença da incisura do forâmen intervertebral ventral ladeada pela faces articulares arcual e arcual caudovertebral. O segundo corpo, em vista ventral entre as lâminas dos hipoplastrões, mostra ser prismático triangular estreito com processo ventral delgado e arredondado.

Porção "G"

As impressões vasculares nos ossos também são pouco ou nada evidentes, variando conforme o local. A relativa fraqueza destas, tanto nas impressões (moldes) quanto nos ossos, parece ser consequência de uma ossificação intensa (velhice ou paleopatologia?). A linha de inserção da pele está bem marcada ventralmente.

O periferal III esquerdo está quebrado centripetamente, e dextrogiramente a partir do sulco intermarginal III-IV. Bordo direcionado dorsalmente com crista lateral bem arredondada e evidente, cavado lateral muito leve; uma pequena concavidade fazendo lembrar uma cótila gonfósica encontra-se próxima à face articular periferal IV, talvez não sendo a face articular costal II mas apenas uma reentrância da face articular hioplastral; fontanela periferopleural I muito reduzida ou ausente, pois a face articular hioplastral está aparentemente formada.

Periferal IV direito com a lâmina dorsal quebrada centripetamente, lâmina ventral completa. Bordo direcionado dorsalmente, crista lateral arredondada, cavado lateral muito

raso; face centrípeta com a fossa visceral com corte transversal em "U", elipsóide e estreita; face articular costal II bem marcada, pela metade, na face articular marginal III; face articular costal III pouco marcada, na face articular marginal V; face ventral levemente convexa transversalmente, levemente côncava longitudinalmente; sulco intermarginal IV-V presente dorsalmente e ventralmente até a face articular hioplastral; face articular hioplastral bem formada; face articular do pilar do hioplastrão presente sinistrogiramente, pequena.

Periferais VI, VII e VIII esquerdos formando um conjunto articulado. Faces articulares hipoplastrais dos periferais VI, VII e VIII; faces articulares pleurais IV e V do periferal VII e V e VI do periferal VIII bem formadas (a lâmina dorsal do periferal VI está quebrada). Crista lateral, cavado lateral e constrição transversal ausentes; limbo, até o sulco intermarginal VIII-IX, muito levemente côncavo transversalmente e reto longitudinalmente no periferal VI, no VII muito levemente côncavo transversalmente e convexo longitudinalmente, sinistrogiramente tende a ser levemente convexo, centripetamente levemente côncavo; faces centrípetas dos periferais VI e VII com fossas viscerais elipsóides e com seção transversal em "U", mais profunda e estreita no VII. Face articular costal V igualmente entre os periferais VI e VII; face articular costal VI entre os periferais VII e VIII, mais pronunciada no VII; face articular costal VII sinistra ao sulco intermarginal VIII-IX. Face articular do pilar do hipoplastrão entre os periferais VII e VIII. Face ventral levemente côncava centripetamente no periferal VI, convexa no VII e fortemente convexa no VIII, formando o arco para a saída da perna no limbo femoral. Sulcos intermarginais VI-VII, VII-VIII e VIII-IX nos periferais VI, VII e VIII, respectivamente. Sulcos

intercostal II-III e costomarginal II-VII, II-VIII e III-VIII no periferal VII; sulco costomarginal III-VIII e III-IX presentes no periferal VIII, além destes, existem evidências do sulco costomarginal IV-IX e intercostal III-IV, o que seria de se esperar apenas no periferal IX (também preservado na *porção "B"*). Ventralmente os sulcos intermarginalis VI-VII, VII-VIII e VIII-IX nos periferais VI, VII e VIII. Linha de inserção de pele presente no periferal VIII.

Pleural VI e periferais VII, VIII e IX direitos formando um conjunto articulado, concordante nos sulcos com os ossos em comum do lado esquerdo e com a impressão relacionada (*porção "B"*). Faces articulares pleurais V do periferal VII; V e VI do periferal VIII; e VI, VII e VIII do periferal IX bem formadas, sem evidência de fontanelas. O limbo forma um arco para a saída das pernas, sendo dorsalmente convexo longitudinalmente e côncavo transversalmente, ampliando-se dextrogiamente. Pleural VI alargando-se lateralmente, o sulco intercostal III-IV distante da face articular pleural VII, levemente convergente a esta (embora levemente divergente na *porção "B"*) e quase na metade da largura do osso; face ventral com o corpo da costela não sobressaindo. Periferal IX com dois pequenos processos na face articular pleural, estes inseririam-se entre os pleurais VI-VII e VII-VIII, mostrando que o pleural VII era medialmente mais estreito que o VI (concordando com a *porção "B"*). Sulcos intermarginais VII-VIII, VIII-IX e IX-X dorsalmente nos respectivos periferais VII, VIII e IX, ventralmente apenas o VIII-IX está presente. Sulcos costomarginais III-VIII nos periferais VII e VIII; III-IX e IV-IX no periferal VIII; e IV-IX e IV-X no periferal IX. Também deste lado reconhecemos a mesma disposição que existe no periferal VIII

esquerdo, ou seja, a existência dos sulcos intercostal III-IV e marginocostal IX-IV, normalmente encontrado no periferal IX.

Bordo do periferal VI mais curto que o VII; VII com o bordo um pouco mais curto que o VIII e VIII também com o bordo um pouco mais curto que o IX.

Bordo da marginal VII um pouco mais curto que o da VIII que por sua vez parece ser um pouco mais curto que o da IX.

Plastrão

Porção "D"

Descrição baseada em um molde em resina de poliéster, o original comporta uma impressão no negativo.

Impressões vasculares bem visíveis e distribuindo-se por toda a superfície ventral. Fontanela ento-hioplastral poderia ter existido, pois o entoplastrão não parece articular-se perfeitamente com ambos hioplastrões, porém, devido ao mal estado de preservação do material, é apenas uma conjectura.

O epiplastrão e a lâmina do hipoplastrão direitos mostram que tais ossos eram espessos, lembrando o DGM 1482-R. Por outro lado existe uma concavidade na sutura inter-hioplastral que alcança também a sutura inter-hipoplastral. Não se pode precisar se tal concavidade é conseqüente da preservação ou realmente é a concavidade plastral encontrada em machos.

Epiplastrão provavelmente com a gular totalmente aí inserida, ângulo da gular não preservado, quando muito na sutura epientoplastral. Entoplastrão campaniforme, bem mais alargado caudalmente (relação entre o comprimento ventral e a largura ventral de aproximadamente 79%), ângulo da intergular possuindo aproximadamente 90°; sulco interumeral com a relação entre sua porção entoplastral e o comprimento ventral do entoplastrão de aproximadamente 50%). Hioplastrão com o processo lateral

parcialmente preservado, curto e angulado, parecendo a ponte ter sido alta; lâmina com o bordo não muito expandido cranialmente à incisura axilar, de forma que o lobo cranial não deveria ter sido muito amplo; crista da ponte não forma; face articular epiplastral virtualmente reta, talvez apresentando grandes processos intrarticulares; face articular entoplastral também virtualmente reta, distinta da face articular epiplastral, fazendo um ângulo de aproximadamente 126° com esta; sulco umeropeitoral arqueado, côncavo cranialmente, parecendo fazer 90° com a linha sagital e disposto caudalmente ao ento-plastrão; sulco peitoroabdominal levemente sinusoidal, virtualmente reto, fazendo cerca de 90° com a linha sagital e disposto virtualmente paralelo à sutura hio-hipoplastral, avançando pela ponte. Sulco marginoplastral não preservado. Mesoplastrões, até onde se pode observar, ausentes. Hipoplastrão com os sulcos abdominofemorais pouco preservados, virtualmente retos, fazendo ângulos de aproximadamente 112° (esquerdo) e 114° (direito) com a linha sagital; o direito mais cranialmente disposto que o esquerdo. Fórmula plastral: $P > A > U$.

Suturas hio-hipoplastrais virtualmente ortogonais à linha sagital, retilíneas e levemente alternadas; a direita mais cranialmente disposta que a esquerda.

Porção "H"

O fragmento de entoplastrão (porção cranial e direita) e o fragmento da lâmina do hipoplastrão direito são pouco diagnósticos, porém o fragmento da lâmina de hipoplastrão direito compreendendo o bordo e o sulco umeropeitoral mostra uma espessura relativamente grande, comprovando a interpretação da existência de ossos espessos na impressão do plastrão (porção "D").

6.3.2. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [2]

Material: DGM 301-R.

Espécimen composto por restos de carapaça (est. 8, fig. A, B e C), restos de plastrão (est. 9, fig. A e B), um arco cervicovertebral (est. 9, fig. C e D), e uma impressão de tíbia (est. 9, fig. E e F).

Vértebra cervical

Apenas o arco neural de uma vértebra cervical está preservado, as faces articulares corporais estão parcialmente preservadas, de modo que não se trata de uma vértebra onde o corpo está fundido ao arco. Certamente não é a vértebra I (atlas), II (áxis) ou VIII, parecendo ser uma das vértebras centrais, talvez a V.

Processo articular cranial apenas com a face articular esquerda preservada, côncava mediolateralmente, reta craniocaudalmente, elíptica, levemente direcionada dorsalmente. Lâmina dorsal com o processo dorsal arredondado. Processo articular caudal levemente direcionado dorsalmente, faces articulares não fusionadas, de formato reniforme e convexas; Área do ligamento elástico profunda sagitalmente, com uma protuberância de cada lado. Processo transverso direcionado um pouco caudalmente, retangular.

Carapaça

Carapaça parcial possuindo os pleurais I (esquerdo e direito incompletos), II (esquerdo incompleto e direito completo), III (direito), IV (apenas as porções mediais de ambos), V (porção medial do direito), VI (direito completo), VII (porção central do esquerdo e lateral do direito), VIII (esquerdo completo e fragmentos medial e lateral do direito); porção cranial direita do

suprapigal; porção caudal do nugal; periferal direito (V ou VI) sem lâmina ventral; porção centrípeta do periferal X; corpo da vértebra truncanl I e outro indeterminado, arcos truncovertebrais II (porção caudal), III, IV, V e ?VIII; além de muitos fragmentos indeterminados, incluindo fragmentos de periferais.

Impressões vasculares distribuindo-se pelas superfícies dorsal e ventral (até a linha de inserção de pele). Fontanelas periferopleurais podem ter existido, devido a ausência de face articular pleural no periferal direito indeterminado (V ou VI), sendo arqueada centripetamente neste local; já no periferal X esquerdo as faces articulares pleurais VII e VIII encontram-se bem formadas.

Escama cervical muito larga caudalmente, o sulco cervicovertebral I é mais longo que o sulco marginovertebral I-I do nugal. Escama vertebral I mais larga que a II e III. Vertebral II, III e IV com ângulos intercostais I-II, II-III e III-IV, respectivamente.

Série neural composta por sete ossos (neurais I a VI em continuidade); o I elíptico alongado; II a V hexagonais lanciformes com os ápices direcionados caudalmente; VI (não preservado) ?pentagonal, também com o ápice direcionado caudalmente (devido a existência de faces articulares neurais VI no pleural V). O neural VII existia separadamente da série pois uma pequena face articular pleural VI no pleural VI direito mostra a existência de sutura interpleural VI-VI. O pleural VIII esquerdo mostra uma ampla face articular pleural VIII, demonstrando a existência de uma longa sutura interpleural VIII-VIII. Não há indícios para se avaliar o *status* da sutura interpleural VII-VII e de um suposto neural VIII.

Neurais I e III cortados transversalmente pelos sulcos intervertebrais I-II (sinusoidal) e II-III (virtualmente reto); o neural VI (não preservado) provavelmente teria sido cortado pelo sulco intervertebral III-IV. Sulco intervertebral IV-V disposto nos pleurais VIII que suturam-se. Arcos neurais das vértebras truncais II (fragmento), III (completo), IV e V (fragmentos) e ?VIII preservados; possuem lâminas dorsais definidas, todavia baixas e pouco desenvolvidas, exceto a ?VIII que não possui lâmina visível. Assim o canal costovertebral não era especialmente desenvolvido. Porção do corpo da vértebra truncanal I com a face articular cranial pentagonal arredondado de ápice disposto ventralmente, fortemente côncava e muito ampla, mostrando as faces articulares arcual e arcual caudovertebral pouco preservadas; processo ventral em crista contínua, agudo e delgado, em arco côncavo. Corpo de vértebra truncanal indeterminada prismático triangular estreito, mostrando as faces articulares arcual, arcual caudovertebral e corporal caudal; processo ventral em crista, delgado e agudo, em arco côncavo mais aberto que o corpo da vértebra truncanal I.

Sulcos intercostais I-II, II-III e III-IV totalmente nos pleurais II, IV e VI, respectivamente. Sulcos costovertebrais I-I e V-IV totalmente nos pleurais I e VIII, respectivamente.

Periferal direito indeterminado (V ou VI) com leve cavado e crista lateral; preservada apenas face articular costal dextrógira, sendo apenas a metade; fossa visceral com seção transversal em forma de "U", elipsóide, sulco intermarginal presente dorsalmente e ventralmente. Periferal X mostrando os sulcos intermarginal X-XI, costumarginal IV-X e marginovertebral XI-V. A marginal XI mostra o ângulo costovertebral IV-V penetrando

até um pouco além da sutura periferopectoral X-VIII, provavelmente maior ou igual a 90° .

Cavado sagital muito raso, embora discernível; cristas parassagittais muito baixas e arredondadas, nos sulcos costovertebrais; tanto o cavado quanto as cristas não mais discerníveis nos pleurais I a III.

Face articular ilíaca presente principalmente no pleural VIII e apenas uma pequena parte no suprapigal.

Plastrão

Ossos de espessura moderada, bem menos espessos que o DGM 300-R e o 1482-R; junto às faces articulares os ossos tendem a ser mais delgados. Fontanelas plastroperiferal, hio-hipoplastral e hipoxifiplastral ausentes.

Superfície ventral repleta de impressões vasculares. Nos processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão e no processo caudal do xifiplastrão aparecem marcas radiais como linhas de força. Hioplastrão levemente côncavo transversalmente na região do sulco peitoroabdominal; sulco peitoroabdominal disposto de maneira levemente oblíqua, fazendo um ângulo de 71° com a linha sagital, reto e paralelo à face articular hipoplastral, provavelmente próximo do pilar axilar (este quebrado) inflexiona-se caudalmente de modo leve, tornando-se convexo cranialmente e em direção ao processo lateral torna-se côncavo cranialmente, após a inflexão converge para a face articular hipoplastral. Hipoplastrão levemente convexo; lâmina com o sulco abdominofemoral fazendo um ângulo de 78° com a linha sagital, inflexiona-se levemente caudalmente e dirige-se para o fundo da incisura ingüinal; sem formação de crista da ponte, apenas uma leve dobra do bordo ultrapassando cranialmente ao fundo da incisura ingüinal; bordo agudo e convexo lateralmente; processo lateral mais alongado e

mais delgado que o DGM 1482-R, sem sulco marginoplastral marcado; face articular periferal VI-VII estreita, espessando-se na VIII; face articular pleural ?V bem desenvolvida, espessa e curvada, mostrando que poderia articular-se realmente com pleurais; presença de um poro não fechado e formando uma pequena incisura. Xifiplastrão na primeira metade da sutura interxifiplastral plano, na segunda metade um pouco convexo sagitalmente, côncavo cranialmente ao processo caudal; sulco femorocaudal disposto obliquamente, formando um ângulo de 106° com a linha sagital, virtualmente paralelo à face articular hipoplastral, muito levemente côncavo cranialmente; ala ausente embora o bordo seja um pouco proeminente caudalmente ao sulco femorocaudal; processo caudal intermediário entre lobulado e angulado, intumescido na ponta e não direcionado dorsalmente; incisura caudal arciforme com o fundo arredondado. Sutura hipoxifiplastral fazendo um ângulo de 82° com a linha sagital, direcionando-se caudalmente onde começa a alternar-se; grande alternância inserindo-se apenas no hipoplastrão e retornando, desembocando no bordo. Faces articulares xifiplastral do hipoplastrão e hipoplastral do xifiplastrão com processos intrarticulares nas partes alternadas, formando gonfoses. Fórmula plastral: F>P>C>A.

Superfície dorsal lisa, apenas mostrando linhas de tensão. Hioplastrão espessado junto ao pilar; lâmina do processo lateral de espessura mais delgada. Hipoplastrão espessado junto ao bordo, formando um pilar, este pilar continua no xifiplastrão e é caracterizado por grandes processos intrarticulares (grande alternância da sutura hipoxifiplastral); pilar ingüinal delgado (mais delgado que o DGM 1482-R); processo lateral de espessura bem delgada, mais extenso que o do DGM 1482-R. Xifiplastrão espessado junto ao bordo; face articular púbica elíptica, diposta

obliquamente craniolateralmente, muito alta e repleta de lamelas; face articular isquiádica alta lateralmente, repleta de lamelas e avançando pelo processo caudal além do fundo da incisura caudal, medialmente baixa, também com lamelas mas bem menos numerosas, alcançando a face articular xifiplastral; entre estas faces articulares encontra-se um cavado por sobre o pilar proveniente do hipoplastrão; medialmente o osso é delgado.

Parece ter sido um animal da mesma altura que o DGM 1482-R porém bem mais esbelto. É um espécimen muito semelhante ao DGM 1464-R e 1485-R. O plastrão não mostra a concavidade plastral característica de machos, muito pelo contrário, é arredondada, sendo coerente com uma fêmea.

Tíbia

Impressão de uma tíbia direita, à qual foi retirado um molde em borracha de silicone, onde pode-se observá-la em vista dorsomedial.

Epífise proximal de aspecto prismático triangular; crista cnemial arredondada; impressão do tendão patelar pouco marcada. Corpo delgado, não mostrando a impressão do músculo tibial cranial. Epífise distal pouco preservada.

6.3.3. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [3]

Material: DGM 302-R

Carapaça pertencente a um filhote composta por praticamente todos os pleurais e neurais (est. 11, fig. A e B); e uma impressão desta em vista ventral (est. 10, fig. A e B), onde todos os pleurais e neurais estão representados, porém as vértebras truncais ainda estão inseridas na matriz rochosa, dificultando a

observação desta últimas. Nucal, periferais, suprapigal e pigal não preservados.

Carapaça

Dorsalmente a carapaça é convexa, tanto longitudinalmente quanto transversalmente, sem nenhum indício de cavado sagital ou de cristas parassagittais.

Escama vertebral I um pouco mais ampla que as demais, II, III e IV hexagonais, II um pouco mais ampla que a III e esta um pouco mais ampla que a IV. Amplitude das costais II e III virtualmente igual (entre os ângulos intercostais I-II, II-III e III-IV das vertebrais II, III e IV, respectivamente).

Sulcos intercostais I-II, II-III e III-IV nos pleurais II, IV e VI, respectivamente. O III-IV totalmente, um pouco caudalmente disposto no pleural, levemente divergente da face articular pleural VII. Sulcos intervertebrais I-II, II-III e III-IV nos neurais I, III e V, respectivamente.

Série neural composta por seis ossos (no mínimo), o VI embora não preservado é induzido pela presença da face articular neural VI do pleural V. Neural I elíptico alongado, os demais hexagonais de ápice direcionado caudalmente; neural II mais curto que o III. Sutura interpleural VIII-VIII presente, mostrando a ausência do neural VIII.

Molde em silicone mostrando os corpos das costelas pouco salientes e os capítulos costais quebrados; processos costais bem visíveis em todos os pleurais; canal costovertebral desenvolvido. É bem provável terem existido todas as fontanelas periferopleurais (I a VIII). Face articular hioplastral do pleural I com margens altas, cortantes e divergentes entre si, margem caudal divergente também da face articular pleural II e permanecendo a certa

distância. Face articular ilíaca apenas no pleural VIII, talvez avançando um pouco pelo suprapigal.

6.3.4. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [4]

Material: DGM 1472-R.

Espécimen composto pela carapaça (est. 12, fig. A e B) e plastrão (est. 13, fig. A e B) virtualmente completos.

Carapaça

Carapaça virtualmente completa, com excessão dos ossos periferais.

Impressões vasculares pelas superfícies dorsal e ventral (até a linha de inserção da pele). Fontanelas periferopleurais provavelmente presentes, a I e a VI certamente, VII em diante ausentes.

Série neural composta por sete ossos ininterruptos, o neural I elíptico alongado; de II a VI hexagonais e VII pentagonal, estes lanciformes de ápices direcionados caudalmente, quanto mais caudal for o neural menor ele é. Sulcos intervertebrais cruzando os neurais I, III e V, caudalmente no osso.

Sutura interpleural VII-VII caudalmente ao neural VII; pleurais VIII suturados sagitalmente.

Cervical provavelmente bem larga caudalmente, porém o comprimento do sulco cervicovertebral I parece ser subigual ao sulco marginovertebral I-I. Escamas marginais XII dispendo-se cranialmente por sobre o suprapigal. Sulcos intercostais I-II, II-III e III-IV dispostos nos pleurais II, IV e VI, respectivamente. O sulco III-IV disposto totalmente e convergindo para a face articular pleural VII do pleural VI, todavia não ultrapassando mas permanecendo à distância.

Cavado sagital muito raso porém perceptível nos pleurais II a VII; cristas parassagitais baixas e arredondadas nos pleurais II a VII; a partir do pleural VII são imperceptíveis. Crista lateral e cavado lateral provavelmente pouco desenvolvidos. Não há evidências para se avaliar o *status* da constrição transversal.

Ângulos intercostais I-II, II-III e III-IV, das vertebrais II, III e IV, nos pleurais II, IV e VI, respectivamente. Sulcos intercostais I-II, II-III e III-IV *ibidem*. Ângulo costovertebrais I-I da marginal II no ponto de sutura intermargino-pleural I-II-I. Ângulo intercostal III-IV da marginal IX totalmente no periferal IX. Ângulo costovertebral IV-V provavelmente no periferal XI.

Sutura suprapigoperiferal XI não paralela à linha de inserção de pele, mas divergente em direção ao pleural VIII, fazendo com que o supapigal seja claramente trilateral caudalmente. Pigal alongado, sutura suprapigopigal mais curta que a extensão craniocaudal.

Sulco marginovertebral XII-V sinusoidal e disposto totalmente no suprapigal e no periferal XI.

Corpos das costelas pouco evidentes. Face articular hioplastral do pleural I profunda, com margens altas, cortantes e divergentes; margem caudal distante da face articular pleural II. Face articular hipoplastral presente na face ventral do pleural V e junto à face articular periferal VIII do pleural VI. Face articular truncocostal X presente e bem formada. Face articular ilíaca disposta no pleural VIII, avançando cranialmente no pleural VII e caudalmente no suprapigal.

Plastrão

Plastrão mostrando uma concavidade rasa junto a sutura hio-hipoplastral, flexionando transversalmente, provavelmente conseqüente da fossilização. Processos laterais do hioplastrão e

hipoplastrão fazendo um ângulo de cerca de 5° com suas respectivas lâminas, de modo que o plastrão possui um certo achatamento. Devido a um pequeno ângulo de divergência encontrado entre as faces inter-articulares dos processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão, acredita-se que este acentuado achatamento seja em parte consequência da fossilização. Mesmo assim parece que o ângulo dos processos laterais era muito pequeno quando o animal estava vivo, dada a relativa falta de quebras nestes processos. Caso estes tivessem possuído um ângulo maior, durante a compressão se quebrariam em muitos pedaços ou se deformariam significativamente, o que não é o caso, mostrando assim que a ponte não era alta. Lobo cranial mais amplo que o caudal. Largura da ponte, nas incisuras axilar e ingüinal, contida mais de 3,5 vezes no comprimento total. Fórmula plastral: $([F>I>P>A],C]>U$.

Superfície ventral com impressões vasculares por toda a extensão. Epiplastrão com quase a totalidade da impressão da gular, salvo o ângulo desta situado na sutura epientoplastral; sulco intergulogular reto, sulco guloumeral reto, estes formam um ângulo de aproximadamente 62° no lado esquerdo e 58° no lado direito. Entoplastrão mais largo caudalmente à metade do comprimento (relação entre o comprimento ventral e a largura ventral de aproximadamente 82%); sulcos interguloumerais retos, formando um ângulo de 82° na metade caudal do comprimento, relação entre a porção entoplastral do sulco interumeral e o comprimento ventral do entoplastrão de aproximadamente 34%. Hioplastrão com o sulco umeropeitoral levemente oblíquo junto à linha sagital, após torna-se virtualmente retilíneo e junto ao bordo lateral curva-se caudalmente; sulco peitoroabdominal ortogonal junto à linha sagital, próximo à linha imaginária de ligação entre os fundos das incisuras axilar e ingüinal flexiona-se caudalmente e pouco depois

flexiona-se cranialmente, percorrendo paralelo e proximamente à sutura hio-hipoplastral. Hipoplastrão com o bordo lateral um pouco projetado ventrolateralmente, formando uma depressão rasa medialmente; sulco abdominofemoral reto, formando um ângulo próximo de 90° junto à li-nha sagital e desembocando no fundo da incisura ingüinal. Crista da ponte inexistente, tanto o bordo do hioplastrão quanto do hipoplastrão não continuam na ponte, a passagem para os processos laterais é gradativa e sem dobras. Sulco marginoplastral não preservado no hioplastrão mas raso, pouco aparente e adjacente da face articular periferal no hipoplastrão. Xifiplastrão com o bordo lateral também projetado ventrolateralmente, em continuação com o do hipoplastrão, porém mais acentuadamente; sem formação de ala; sulco femorocaudal sinuoso, partindo ortogonalmente da linha sagital, curvando-se caudalmente e após curvando-se cranialmente de maneira mais aberta sendo que junto ao bordo lateral curva-se bruscamente caudalmente. Parte grande alternada da sutura hipoxifiplastral leve, com o xifiplastrão invadindo o hipoplastrão medialmente e vice-versa lateralmente.

Superfície dorsal com a linha de inserção de pele pouco marcada. Epiplastrão tendendo a espessar-se caudalmente; craniomedialmente um pouco côncavo. Entoplastrão sagitalmente com uma linha de inserção muscular alta, bem arredondada a partir do segundo terço. Hioplastrão sem espessamento evidente, um pouco mais delgado medialmente; pilar axilar forte. Hipoplastrão levemente convexo transversalmente onde espessa-se, refletindo de certo modo a concavidade existente em sua face ventral; pilar ingüinal não tão pronunciado quanto o axilar; bordo espesso. Xifiplastrão continuando o pilar proveniente do hipoplastrão; face articular púbica elíptica alongada e disposta diagonalmente,

craniomedialmente alta, repleta de lamelas ósseas sobre caudalmente.

6.3.5. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [5]

Material: DGM 1482-R (ex 453ab-LE)

Os exemplares antes agrupados sob o número DGM 453-LE parecem ser na verdade dois espécimens distintos dada a diferença na coloração. O coletor, o médico ortopedista H.M. de Alvarenga, não especificou na etiqueta qualquer agrupamento.

Não encontrou-se qualquer encaixe inquestionável na articulação entre os ossos da carapaça (periferais III e IV esquerdos) (DGM 1482a-R, ex 453a-LE) (est. 14, fig. A, B, C, D e E) e o do plastrão (hioplastrão esquerdo) (DGM 1482b-R, ex 453b-LE) (est. 15, fig. A e B), todavia, esta possibilidade seria na realidade remota, pois a articulação plastroperiferal possui certa mobilidade, não sendo totalmente suturada. Embora tenha-se optado por designar numeração diferente para os restos da carapaça (1482a) e plastrão (1482b), estes podem, em verdade, formar um mesmo indivíduo.

O úmero (est. 15, fig. C e D) possui a mesma coloração, de forma que caso o DGM 1482a-R e o DGM 1482b-R sejam espécimens distintos, este úmero poderia ser referido tanto a um como a outro.

Carapaça

Os restos da carapaça comportam o neural I, porção cranial do arco e corpo da vértebra truncanl II, periferal direito II e pleural direito I (sem a porção cranial) articulados; periferais direito indeterminado (V ou VI) e esquerdos III, IV e VII (DGM 1482a-R).

Impressões vasculares presentes nas superfícies dorsais e ventrais (até a linha de inserção da pele). O pleural I e o neural I possuem uma espessura relativamente grande, estando em coerência com o plastrão (DGM 1482b-R).

Neural I elíptico, sulco intervertebral I-II formando uma pequena concavidade caudal sagitalmente; corpo da vértebra estreito e alto, processo ventral como uma crista côncava delgada e aguda. Periferal II côncavo centrifugamente, mais acentuado dextrogiamente onde começa a se formar a crista lateral e o cavado lateral. Pleural I mostrando o sulco costovertebral I-II, abobadado, com faces articulares para o neural II (este provavelmente hexagonal); face articular pleural II convexa; ventralmente a face articular hioplastral é forte com margens cortantes, altas e divergentes entre si e da face articular pleural II; faces articulares periferais III e IV bem formadas, havendo apenas indício de fontanela periferopleural I por sobre o processo costal II; corpo da costela truncal II saliente, heterocélico; capítulo costal II alto, quebrado medialmente e não articulando-se com o corpo da vértebra truncal II; processo costal II curto e largo.

Periferais III e IV esquerdos mostrando a crista e o cavado laterais já formados, porém sem indícios de constrição transversal, o bordo no periferal II é virtualmente reto; a face articular hioplastral é bem formada e alcança até o periferal IV, porém minoritariamente. Sulcos intermarginal III-IV (inclusive ventralmente até próximo da linha de inserção da pele), marginocostais I-III e I-IV no periferal III. Periferal IV mostrando apenas o sulco intermarginal IV-V, dorsalmente e ventralmente até a linha de inserção da pele; faces articulares pleurais I e II contínuas e em arco; porém observa-se que existiam

fontanelas periferopleurais I e II pequenas e restritas aos processos costais II e III. Face articular costal II inclusa em grande parte no periferal IV, apenas refletida no periferal III; metade da face articular costal III no periferal IV. Fossa visceral do periferal IV com seção transversal em forma de "U", elipsóide estreitada dextrogiamente.

Periferal direito indeterminado (V ou VI) com a lâmina dorsal mostrando a metade de duas faces articulares costais, uma sinistrogiramente e outra dextrogiamente, nas faces articulares periferais; face articular pleural pouco formada, evidenciando duas fontanelas periferopleurais, uma sinistrógira e outra dextrógira, junto aos processos costais que se articulavam nas faces costais; bordo com crista e cavado laterais bem evidentes, não havendo indícios de constrição transversal. Fossa visceral ampla, com seção transversal em "U". Lâmina ventral preservada apenas na porção sinistrógira, com a face articular (hio/hipo)plastral preservada; face ventral com perfil côncavo transversalmente, retilíneo longitudinalmente. Sulcos intermarginais presentes dorsalmente e ventralmente.

Periferal VII esquerdo apresentando o final da crista e do cavado lateral, embora muito levemente; o bordo direciona-se ventralmente e adelgaça-se, passando a dirigir-se dorsalmente para a formação do arco para a passagem da perna; basicamente a face dorsal dextrógira ao sulco VII-VIII é levemente côncava, sinistrogiramente virtualmente plana. Fossa visceral com seção transversal em forma de "U", elipsóide. Face articular hipoplastral presente; face articular costal VI presente apenas a metade, a costal VII totalmente, sinistrógira a fossa visceral e dorsal a face articular hipoplastral. Sulcos intermarginal VII-VIII presente dorsalmente e ventralmente até a face articular

hipoplastral; dorsalmente ainda pequenas porções dos sulcos costumarginais II-VII e II-VIII.

Plastrão

Possui os ossos bem mais espessos que os demais, embora os processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão sejam comparativamente mais delgados. É um animal de tamanho menor que o DGM 1472-R e 301-R, aproximadamente do mesmo tamanho que o MNRJ 1313-V e maior que o DGM 300-R. Dada a ausência de fontanelas plastroperiferal, ento-hioplastral e hio-hipoplastral, acredita-se ser um animal adulto.

Os processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão possuem um ângulo forte, sendo que não há quebras ou distorções no espécimen, de modo que pode ser caracterizado por um indivíduo "alto" se comparado com o DGM 301-R e 1472-R, sendo semelhante ao DGM 300-R.

Superfície ventral repleta de impressões vasculares. Lobo cranial mais amplo que o caudal. Hioplastrão com o sulco umeropeitoral disposto logo caudalmente à face articular ento-hioplastral, côncavo cranialmente, duplicado parassagitalmente (provavelmente uma anomalia individual, encontrada em *Phrynopos* recentes), partindo da linha sagital ortogonalmente e curvando-se gradativamente cranialmente; sulco peitoroabdominal convexo cranialmente, formando um ângulo de aproximadamente 67° com a linha sagigital cranialmente e curvando-se gradativamente caudalmente, porém não cruzando a sutura hio-hipoplastral; sulco marginoplastral bem marcado, próximo de e paralelo à face articular periferal; pilar axilar forte e curto quando comparado com o DGM 301-R e o DGM 1472-R; bordo avançando por sobre o processo lateral, formando a crista da ponte, porém não sendo muito extenso; processo lateral não muito

extenso como o DGM 301-R. Hipoplastrão com apenas a parte lateral do sulco abdominofemoral preservada, este desemboca provavelmente no bordo junto à base da incisura ingüinal, caudal ao pilar; a parte preservada é levemente côncava cranialmente e disposta cranialmente ao fundo da incisura ingüinal, provavelmente flexionava-se e desembocava nesta incisura; bordo formando uma crista da ponte curta, bem menos extensa que o bordo do hioplastrão; parte do sulco marginoplastral presente, próxima e paralela à face articular periferal; sutura hipoxifiplastral com a parte grande alternada fraca, com apenas o xifiplastrão invadindo o hipoplastrão. Fórmula plastral: $P > A$.

Superfície dorsal lisa, com a linha de inserção da pele pouco evidente e bem periférica. Hioplastrão levemente côncavo craniomedialmente e caudomedialmente ao pilar ingüinal, lâmina do processo lateral delgada. Hipoplastrão com um forte pilar diagonal, caudalmente disposto e em continuidade ao pilar ingüinal, diferenciando-se dos demais exemplares quanto ao grau de desenvolvimento, este espessamento certamente refletiu-se no xifiplastrão; lateralmente a este pilar adelgaça-se formando o bordo. Toda a lâmina do hipoplastrão é mais espessada que a lâmina do hioplastrão, refletindo-se inclusive no processo lateral, que também é mais espessado.

Úmero

Úmero direito apenas constando a epífise proximal (com os processos cranial e caudal quebrados) e a parte mais proximal da diáfise. Em comparação com os exemplares recentes de *Phrynos* parece ser um osso de adulto, embora não de um animal velho.

Cabeça elipsóide, uncinada tanto ventralmente quanto dorsalmente, mais pronunciada dorsalmente; colo individualizado. Processo cranial espesso e forte, apenas com a superfície

articular quebrada, porém com a linha de inserção ligamentosa nítida; sulco articular cranial raso e alongado. Processo caudal quebrado bem antes da linha de inserção ligamentosa, de modo que a avaliação de sua dimensão fica comprometida, porém parece não ultrapassar a cabeça, pois o sulco articular caudal está bem desenvolvido; sulco articular caudal curto, largo e profundo. Fossa intertubercular bem marcada, profunda; impressão do músculo coracobraquial breve bem marcada, formando um arco em degrau, tanto cranial quanto caudalmente, mais pronunciada cranialmente com um sulco e uma cavidade arredonada bem marcados. Impressão do músculo peitoral ampla e rugosa. Impressão do músculo deltóide bem marcada, profunda e sinusoidal. Diáfise com pouca curvatura, sendo quase reta.

6.3.6. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [6]

Material: DGM 1483-R (ex 453c-LE).

O DGM 1483-R (ex 453c-LE) (est. 16, fig. A e B) possui a coloração muito diferente do DGM 1482-R, estando muito fragmentário, com suas peças não articulando-se. Certamente trata-se de um composto de mais de um espécimen sob um mesmo número, sendo assim agrupado apenas por conveniência e exclusão. Sua coloração é de um cinzento escuro, sendo representado por cinco fragmentos, tanto de carapaça como de plastrão.

Carapaça

Dois fragmentos de pleurais I esquerdos que provavelmente pertencem a dois indivíduos. Estes não se encaixam, embora a princípio pareçam ser complementares. O primeiro é um fragmento parassagital e o segundo um fragmento lateral.

Estes fragmentos são muito espessos e não mostram qualquer sulco dorsalmente e apenas a face articular pleural II está presente em ambos. O fragmento lateral ainda mostra as faces articulares periferais III e IV. Ventralmente a face articular hioplastral em ambos é profunda, alongada e com margens altas, o fragmento lateral mostra que esta face penetra no periferal III adjacente, onde as faces articulares periferais III e IV estão bem formadas, não mostrando indício de fontanela periferopleural, levando a crer que se trate de um animal adulto. Esta característica é também encontrada no DGM 1482-R, embora neste fragmentos a face articular hioplastral esteja bem mais próxima da face articular pleural II. Da mesma forma as impressões vasculares não estão visíveis, realçando a possibilidade de ser um animal velho.

Um outro fragmento, representando um pleural, não apresenta qualquer sulco dorsalmente, logo podendo ser o III, V ou VII, mais provavelmente o VII devido a divergência entre suas faces articulares pleurais, ou seja, o pleural alarga-se lateralmente. O corpo da costela virtualmente não se sobressai ventralmente, a espessura do osso é moderada e as impressões vasculares são amplas, mas bem definidas.

Plastrão

Dois fragmentos de ossos plastrais estão presentes, não mostrando evidências de fontanelas.

Um pertencente à porção lateral de uma lâmina ou de hioplastrão ou de hipoplastrão, dado a evidência de um espessamento para um pilar (axilar ou ingüinal?) da ponte. O osso como um todo é bem espesso e possui as impressões vasculares ventralmente bem visíveis e mais delgadas que as do pleural ?VII.

O outro fragmento pertence ou a porção mediocaudal da lâmina do hioplastrão direito ou mediocranial da lâmina do hipoplastrão esquerdo. Ventralmente existe um sulco virtualmente perpendicular à face articular sagital. Não se pode precisar se este sulco é o peitoroabdominal ou o abdominofemoral. O osso é relativamente espesso, aumentando lateralmente para formar um pilar de ponte. Ventralmente as impressões vasculares são bem visíveis e mais delgadas que no fragmento anterior.

6.3.7. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [7]

Material: DGM 1484-R (ex 763-LE).

Este exemplar estava inserido em uma matriz-rochosa muito erodida. O material reunido comporta fragmentos de crânio, mandíbula e arco cervicovertebral (est. 17, fig. C, D, E, F, I e J), plastrão e úmero (est. 17, fig. A, B, G e H) e ossos de acrópodo (provavelmente uma mão).

Crânio

Quadrado, esquamosal e opistótico direitos parciais. O fragmento de crânio possui o quadrado "telescopado" para o interior do antro postótico.

Esquamosal compreendendo as cristas rostralateral e caudolateral, fossas lateral e caudal, processo paroccipital e partes rostral, lateral e caudal da face articular quadrática, área rugosa e face articular opistótica. O processo parietal não está preservado.

As cristas rostralateral e caudolateral são altas, levemente convergentes; fossa lateral profunda, parabólica. Processo paroccipital provavelmente curto, ventralmente formado totalmente pela face articular opistótica. Face articular quadrática com a

parte rostral obliterada pela parte caudal da face articular esquamosal do quadrado; parte lateral relativamente ampla com a área rugosa dorsal composta por lamelas; parte caudal estreita, curva e linear, acompanhando a fossa lateral. Parte esquamosal do antro postótico bem desenvolvido porém com o quadrado "telescopado", ou seja, disposto internamente, precluindo a sua visão interna.

Quadrado preservado apenas pela lâmina caudal da cavidade timpânica, porém está presente a face articular interlaminar, demonstrando a existência da comissura do quadrado. Desta forma a incisura da columela auricular era fechada. Incisura da columela auricular elíptica alongada. Porção quadrática do antro postótico não preservada pois o opistótico também encontra-se "telescopado" para o seu interior, precluindo sua observação. Observa-se uma pequena porção do acesso do canal estapediotemporal. Sulco da columela auricular quase nada marcado, mas relativamente curta.

Opistótico com as faces articulares proótica e exoccipital não preservadas. Canais semicirculares horizontal e caudal completamente ossificados, estando presentes os forâmens referentes a estes canais. Face articular supraoccipital parcialmente preservada. Processo interfenestral quebrado, mas pode-se discernir a porção referente à fenestra perilinfática. Cavidade acusticojugular em forma de "C" aberto; parte cranioquadrática profunda e bem marcada; recesso da escada timpânica parcialmente preservado, curto e menos prundo. Cavidade labiríntica com o recesso labiríntico opistótico com a área coclear grande e profunda, onde os canais semicirculares caudal e horizontal encontram-se.

Mandíbula

Apenas um fragmento de mandíbula está preservado. Trata-se de um dentário esquerdo com as porções rostral e caudal quebrados. É um osso relativamente delgado, estreito e fraco.

Dorsalmente está quebrado, não estando preservados os tÔmios labial e lingual e a superfície trituratória, assim como o forâmên dentofacial maior. Face lateral rugosa, sem forâmens nutricionais. Face medial mostrando a porção mais caudal do sulco da cartilagem de Meckel e parcialmente as faces articulares coronóide e angular.

Vértebra cervical

Compreende apenas um arco neural cervical quase completo, de formato alongado. Também não se trata de uma vértebra com o corpo fundido ao arco, pois observa-se parte das faces articulares corporais. Certamente não é a vértebra I (atlas), II (áxis) ou a VIII, talvez sendo a IV.

Processo articular cranial mais alto que o cranial (diferente do DGM 301-R, em que possuía tais processos aproximadamente de mesma altura, sendo o processo caudal mais alongado), faces articulares heterocélicas, de formato elíptico direcionadas diagonalmente e dorsalmente. Lâmina dorsal com o processo dorsal em crista baixa. Processo articular caudal relativamente curto; faces articulares não fusionadas, de formato reniforme. Área do ligamento elástico profunda sagitalmente, com uma protuberância de cada lado.

Plastrão

Compreendendo um epiplastrão e três porções do hioplastrão (que não se encaixam) esquerdos. Superfície ventral com impressões vasculares. Sem evidência de fontanela ento-hioplastral.

Epiplastrão cranialmente, a partir do sulco guloumeral, direcionando-se dorsalmente; possuindo a totalidade da impressão

da escama gular; sulco intergulo-gular côncavo medialmente, sulco gulo-umeral virtualmente reto, ângulo entre estes de 47° .

Através das faces articulares entoplastrais do epiplastrão e do hioplastrão pode-se observar que o entoplastrão tinha a largura maior na metade caudal do comprimento; a relação provável entre o comprimento ventral e a largura ventral de aproximadamente 85%.

Hioplastrão com a lâmina possuindo o sulco umeropeitoral sinuoso porém não apresentando inflexão cranial lateralmente, medialmente inflexionando-se caudalmente; face articular entoplastral fazendo um ângulo de 155° com a face articular epiplastral. Porção medial do processo lateral apresentando parte do sulco peitoroabdominal, reto; crista da ponte apenas como prolongamento do bordo do hioplastrão; porção da face articular hipoplastral presente. Fragmento craniolateral do processo lateral sem impressões vasculares, delgado, face articular pleural I muito levemente curvada e um pouco espessada medialmente.

Superfície dorsal com a linha de inserção da pele bem marcada. Epiplastrão mais espesso caudalmente, esta espessura tende a pronunciar-se na lâmina de hioplastrão articulada. Fragmento de processo lateral de hioplastrão com a base do pilar axilar forte, espesso. Fragmento craniolateral do processo lateral bem mais delgado.

Úmero

Úmero direito muito fragmentado, composto pela epífise proximal (faltando a porção proximal da cabeça) e pela porção proximal da diáfise. Em comparação com os exemplares recentes de *Phrynos* parece ser um osso de adulto, embora não de um animal velho.

Cabeça com a superfície articular proximal quebrada de modo que fica impossibilitado de se observar se a uncinação característica existe, dorsalmente parecendo ser restrita; colo parecendo ser menos desenvolvido que o DGM 1482-R. Processo cranial espesso; sulco articular cranial não preservado. Processo caudal bem desenvolvido, arredondado ventralmente (ao contrário do DGM 1482-R que é mais angulado, como em um degrau), sulco articular caudal parecendo ser raso e largo. Fossa intertubercular rasa e ampla (ao contrário do DGM 1482-R que é estreita e profunda); impressão do músculo coracobraquial breve mais pronunciada cranialmente, arredondada e sutil caudalmente. Impressão do músculo peitoral não preservada. Impressão do músculo deltóide profunda e alongada. Diáfise possuindo, até onde se pode observar, curvatura apreciável.

Acrópodo

Várias falanges, incluindo ungueais, estão preservadas. Dado a proximidade com o crânio, acredita-se serem de uma mão. As falanges ungueais são curtas e fortemente curvas.

6.3.8. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [8]

Material: DGM 1485-R (ex 764-LE).

Espécimen composto por duas impressões do casco: uma dorsal (est. 18, fig. A e B) e uma ventral (est. 19, fig. A e B), além destas, centenas de fragmentos de ossos, tanto da carapaça quanto do plastrão, mas também das cinturas e dos membros. Os fragmentos das cinturas incluem escápula e pelve (est. 20, fig. A e D), os dos membros incluem úmero e fêmur (est. 20, fig. B, C, E, F e G), tíbia e fíbula.

A confecção de moldes em resina de poliéster a partir das impressões, incluindo quase a totalidade da carapaça e do plastrão, facilitou a análise. Na impressão dorsal encontra-se um rádio indeterminado (por sobre o periferal XI direito) e uma fíbula direita (à direita da carapaça) (est. 19, fig. B) mal preservados, na ventral encontra-se o fêmur, a tíbia e o ílio direitos (est. 19, fig. C), melhores preservados.

O tamanho deste espécime é compatível com um adulto, quando comparado com outros exemplares adultos recentes de *Phrynops*, embora não pareça ser um animal velho.

Carapaça

Descrição baseada em dois moldes em resina de poliéster, comportando uma visão dorsal e outra ventral.

Formato provavelmente elíptico. O limbo femoral não é expandido, porém é arqueado para a saída das pernas. Superfícies dorsal e ventral repletas de impressões vasculares; na superfície ventral até a linha de inserção da pele. Fontanelas periferopleurais I, II, III, IV e V aparentemente presentes devido a formação aparentemente incípida das faces articulares pleurais dos periferais III (parcialmente), IV, V, VI e VII; os demais possuem tais faces articulares bem formadas.

Nucal com a porção caudal (pelo menos) da cervical ampla; o sulco cervicovertebral I é mais longo que o marginovertebral I-I disposto no nucal.

Série neural composta por cinco ossos; neural I elíptico alongado; II a IV hexagonais e V pentagonal, lanciformes de ápice direcionado caudalmente. Sulcos intervertebrais I-II, II-III e III-IV cruzando os neurais I, III e V, respectivamente, na metade caudal.

Vertebral I mais ampla que a V; esta mais ampla que a II; esta provavelmente mais ampla que a III; esta mais ampla que a IV. Vertebral V possuindo um ângulo intermarginal XII-XII. Sulco intervertebral I-II sinusoidal, convexo cranoparassagitalmente e côncavo craniossagitalmente; o II-III seguindo o mesmo padrão; o III-IV e o IV-V levemente convexos cranialmente.

Pleurais V, VI, VII e VIII contactando-se sagitalmente, formando suturas interpleurais; os pleurais V parcialmente, já que o neural V está presente; os demais totalmente. Medialmente, o mais estreito de todos os pleurais é o VII.

Costal I mais longa que as demais, II mais ampla, nos ângulos intercostais das vertebrais, que a costal III; esta mais ampla que a IV. Sulcos intercostais I-II, II-III, III-IV e costovertebral IV-V percorrendo os pleurais II, IV, VI e VIII, respectivamente. O III-IV dispõe-se no pleural VI distante da sutura interpleural VI-VII e paralelo a esta.

Cavado sagital muito raso; crista parassagital muito baixa e arredondada, presente, aparentemente pelo menos, nos pleurais I a III. Crista lateral também muito baixa e arredondada; cavado lateral também muito raso; pelo menos nos periferais V e VI.

Sulcos intercostal III-IV e costumarginal IV-IX não dispendo-se no periferal VIII; o primeiro estando totalmente no pleural VI, paralelamente à sutura interpleural VI-VII; e o último com uma pequena porção neste pleural e a maioria no periferal IX. Ângulo intercostal III-IV da marginal IX centrípeto à sutura periferopleural IX-VI; ângulo costovertebral IV-V da marginal XI provavelmente na sutura periferopleural XI-VIII. Sulco marginovertebral XII-V sinusoidal, totalmente disposto no suprapigal e periferal XI.

Suprapigal trilateral caudalmente, estando a sutura suprapigoperiferal XI não paralela à linha de inserção da pele, mas divergente. Sulco marginovertebral XII-V cranialmente disposto à sutura suprapigopigal.

Pigal alongado, com a sutura suprapigopigal mais curta que sua extensão craniocaudal.

Face articular hioplastral do pleural I provavelmente distante da sutura interpleural I-II, ampla, de margens paralelas.

Plastrão

Descrição baseada em um molde em resina de poliéster, o original comporta uma impressão, logo, no negativo. Animal de tamanho adulto não mostrando fontanelas, sendo muito semelhante ao DGM 301-R.

Superfície ventral repleta de impressões vasculares reticulares. Lobo cranial mais amplo que o caudal. Largura da ponte, nas incisuras axilar e ingüinal, contida mais de 3,5 vezes no comprimento total. Fórmula plastral: $C > I = F > P > A > U$.

Epiplastrão aparentemente plano; sulco intergulogular reto; sulco guloumeral reto; ângulo caudomedial da gular disposto totalmente no epiplastrão, com aproximadamente 75° no lado direito e 52° no lado esquerdo, mais caudalmente disposto no lado esquerdo. Entoplastrão mais largo caudalmente à metade do comprimento (relação entre o comprimento ventral e a largura ventral de aproximadamente 75%); sulco interguloumeral virtualmente reto; ângulo caudal da intergular com aproximadamente 79° ; porção entoplastral do sulco interumeral com aproximadamente 38% do comprimento ventral. Hioplastrão com o sulco umeropeitoral formando um ângulo de aproximadamente 64° cranialmente, curvando-se levemente caudalmente e tornando-se a curvar levemente cranialmente, desembocando no bordo de maneira reta, caudal ao

entoplastrão; sulco peitoroabdominal formando um ângulo de aproximadamente 90° com a linha sagital, convexa cranialmente e convergindo para a sutura hio-hipoplastral, na altura do fundo da incisura axilar esta convergência passa a ser mais fraca. Sulco abdominofemoral formando um ângulo de aproximadamente 103° com a linha sagital, virtualmente reto e lateralmente na desembocadura, no fundo da incisura ingüinal, curva-se levemente caudalmente. Sulco femorocaudal sigmoidal, curvando-se imediatamente após a linha sagital, iniciando-se no hipo-plastrão e terminando no xifiplastrão, curvando-se fortemente caudalmente e logo após, também de maneira forte, cranialmente. Sulco marginoplastral não preservado.

Ossos do plastrão de espessura moderada. Não observa-se qualquer concavidade plastral, sendo as presentes conseqüente do processo de fossilização. Lobo cranial mais amplo que caudal.

A sutura epi-hioplastral continua na sutura epientoplastral de maneira suave e levemente arqueada. Sutura hipoxifiplastral convexa cranialmente, parte grande alternada reduzida, apenas o xifiplastrão invade o hipoplastrão levemente.

Crista da ponte não desenvolvida, tanto no hioplastrão quanto no hipoplastrão. Processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão formando um ângulo pequeno, de forma que este espécimen era "baixo". Xifiplastrão com os processos caudais angulados e direcionados dorsalmente. Incisura caudal arciforme. Alas xifiplastrais ausentes, porém parece existir uma grande aba, que parte da incisura ingüinal e termina bem caudalmente à desembocadura do sulco abdominofemoral.

Escápula

Apenas a extremidade umeral da escápula direita está preservada.

Face articular umeral levemente côncava, virtualmente quadrada. Face articular coracoidal rugosa, formando uma articulação imóvel com o coracóide.

Úmero

Apenas a epífise proximal de um úmero direito preservado. O fragmento pertencente ao processo caudal está muito mal preservado e seu encaixe é duvidoso. Apresenta dimensões bem maiores que os outros dois úmeros (DGM 1482-R e 1484-R).

Cabeça elipsóide arredondada e levemente uncinada dorsalmente, ventralmente parece ser bem mais, embora esteja quebrada, de modo geral o ângulo da cabeça em relação à diáfise parece ser maior que os outros dois úmeros, conferindo um alinhamento também maior com a esta; colo pouco desenvolvido, fazendo lembrar o DGM 1484-R. Processo cranial muito espesso, quase tão espesso quanto a cabeça, não mostrando o sulco articular cranial. Processo caudal delgado e não ultrapassando proximalmente a cabeça, embora caudalmente pareça ser muito desenvolvido; sulco articular caudal pouco marcado, apenas como uma leve depressão. Fossa intertubercular muito rasa, totalmente diferente do DGM 1482-R e mais rasa que o DGM 1484-R. Impressão do músculo coracobraquial breve apenas preservada na porção cranial onde é pouco marcada.

Pelve

Os fragmentos de pelves esquerda e direita são compostos por fragmentos acetabulares de ílio, ísquio e púbis.

As faces articulares púbica, ilíaca e isquiádica dos três ossos envolvidos no acetábulo são compostas por lamelas e processos intrarticulares, formando uma articulação totalmente imóvel. Acetábulo bem côncavo, mas não excessivamente profundo; sulcos intracetabulares (iliopúbico, isquiopúbico e

ilioisquiádico) presentes, mostrando que o osso não pertencia a um indivíduo velho, estando ainda em crescimento. O escapo do ílio é alongado fazendo crer numa pelve alta e não atarracada.

Fêmur

A impressão do fêmur direito assim como o próprio osso estão presentes. A impressão mostra completamente o osso em vista ventrocranial, porém não reproduz com exatidão o osso, apenas fornecendo uma idéia. Já o osso propriamente dito comporta apenas a epífise proximal, com a cabeça e ambos os trocânteres quebrados, e a porção proximal da diáfise. Em comparação com os exemplares recentes de *Phrynops* parece ser um osso de adulto, embora não de um animal velho.

Cabeça e colo quebrados. Trocânter cranial bem desenvolvido, relativamente espesso, no osso com a superfície ligamentosa em continuidade à cabeça; impressão do músculo puboisquiofemoral externo bem desenvolvido, como uma protuberância, na fossa intertrocantérica em dois degraus, o mais proximal mais forte e chegando até o fundo da fossa; impressão do músculo puboisquiofemoral interno rugoso, protuberante proximalmente, caudalmente um pouco deprimido. Fossa intertrocantérica relativamente profunda. Trocânter caudal quebrado no osso, na impressão parece ser mais desenvolvido que o trocânter cranial, prolongando-se proximalmente até junto à cabeça; impressões do músculo isquiotrocantérico e caudoiliofemoral pouco marcadas. Diáfise não parecendo ser muito sinusoidal na impressão. Côndilo tibial mais arredondado que o côndilo fibular.

Tíbia

A tíbia direita está presente na impressão ventral do casco, por sobre o periferal X direito, em vista dorsolateral, porém

estando bastante esmagada. Não parece ter sido muito curva, embora alguma curvatura possa ser observada.

6.3.9. *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.* [9]

Material: MNRJ 1313-V.

Espécimen composto por uma impressão ventral do casco pouco preservada (est. 21, fig. A), donde alguns ossos da carapaça (est. 22, fig. A e B), um plastrão parcialmente completo (est. 21, fig. B e C), um fragmento de pelve e uma fíbula (est. 22, fig. C e D) foram resgatados. Outros ossos dos membros continuam na matriz rochosa, embora estejam muito mal preservados.

Carapaça

A impressão ventral do casco mostra a carapaça de maneira pouco elucidativa, porém seu formato é elíptico, sem expansão no limbo femoral. Alguns ossos periferais estão parcialmente preservados: III e IV (articulados) e VI e VII (articulados) esquerdos; IV (parcial), V e VI (articulados) e VIII e IX (articulados) direitos. Não mostram as impressões vasculares claramente, talvez em consequência da preservação. Todos os periferais não possuem fossas costais preservadas.

Crista lateral iniciando-se, pelo menos no periferal III, de maneira arredondada e com o cavado lateral raso; a partir do periferal IV intensifica-se, mas nunca de maneira conspícua, continuando a crista arredondada e o cavado estreito e raso; não há constrição transversal; no periferal VIII a crista e o cavado estão presentes levemente até o sulco intermarginal VIII-IX, após diluem-se no início do arco femoral para a saída das pernas. Fossa visceral dos periferais laterais alongadas e em forma de "U"; os

periferais III e VIII também mostram uma pequena e pouco profunda fossa visceral.

Plastrão

Lobo cranial provavelmente mais largo que o lobo caudal, bordos laterais não avançando sobre a ponte, não formando crista. Bordos laterais do lobo caudal, cranial e caudalmente aos sulcos femorocaudais, um pouco expandidos ventrolateralmente, porém não formando alas e fazendo o processo caudal situar-se em um plano mais dorsal. Processo caudal do xifiplastrão lobular com a ponta arredondada. Incisura caudal arciforme. Largura da ponte, nas incisuras axilar e ingüinal, contida mais de 3,5 vezes no comprimento total. Fórmula plastral: F>I>C>P>A>U.

Superfície ventral um pouco côncava junto à sutura hio-hipoplastral. Epiplastrão com a totalidade da impressão das gulares, sulco gulointergular côncavo medialmente; sulco guloumeral convexo cranialmente, estes fazendo um ângulo de 57°. Entoplastrão mais largo que longo (relação entre o comprimento e a largura ventrais de aproximadamente 87%), maior largura caudalmente à metade do comprimento; relação entre a porção entoplastral do sulco interumeral e o comprimento ventral deste de aproximadamente 46%; sulcos interguloumerais encontrando-se na metade caudal do comprimento deste osso e fazendo um ângulo de 88° entre si. Hioplastrão com o sulco umeropeitoral côncavo cranialmente, distante da sutura ento-hioplastral, fazendo um ângulo de aproximadamente 90° com a linha sagital; sulco peitoroabdominal quase retilíneo, fazendo um ângulo de aproximadamente 80°, medialmente levemente oblíquo cranialmente, a seguir levemente convexo cranialmente, depois retilíneo até o início da ponte; crista da ponte provavelmente muito pouco marcada. Hipoplastrão com o sulco abdominofemoral levemente

oblíquo e retilíneo, formando um ângulo de 95° com a linha sagital. Xifiplastrão com o sulco femorocaudal reto, formando um ângulo de aproximadamente 110° com a linha sagital. Parte alternada da sutura hipo-xifiplastral pouco marcada; o xifiplastrão invade o hipoplastrão medialmente e lateralmente sendo o inverso.

Superfície dorsal possuindo a linha da inserção da pele sempre bem marcada. Entoplastrão com impressões musculares. Epi-plastrão espessado no bordo onde se encontra a impressão da gular, côncavo junto à sutura interepiplastral, espessado junto à sutura epi-hioplastral. Hioplastrão espessado junto à sutura epi-hioplastral e junto ao pilar da incisura axilar, um pouco côncavo craniomedialmente, espesso caudalmente. Hipoplastrão espessado na área circunvizinha ao pilar ingüinal. Xifiplastrão com a face articular púbica elíptica alongada, obliquamente disposta craniomedialmente, caudolateralmente alta, craniomedialmente mais baixa; face articular isquiádica em "L" invertido aberto, contornando o bordo da incisura caudal, muito alta no início do processo caudal e penetrando-o, medialmente alcançando a sutura interxifiplastral.

Pelve

Uma extremidade acetabular de púbis direito mostra a face articular femoral côncava com a característica inflexão da margem. Faces articulares ilíaca e isquiádica muito erodidas, porém observa-se lamelas e processos intrarticulares, demonstrando a articulação imóvel destes três ossos da pelve. Sulcos intracetabulares iliopúbico e isquiopúbico evidenciados todavia parece ser um osso mais robusto que o do DGM 1485-R.

Fíbula

Uma fíbula direita um pouco esmagada. Possui o corpo delgado e a epífise distal fortemente expandida. Provavelmente parte de tal expansão é devido ao esmagamento, porém esta expansão inicia-se muito proximalmente quando comparado com outras fíbulas de *Phrynops*.

Acrópodo

São encontrados restos fragmentários de falanges, incluindo ungueais, são encontrados. As falanges ungueais são relativamente longas e fortemente curvas.

6.4. Considerações morfológicas

Conforme os espécimens, pode-se observar as seguintes características (tab. 3):

1. Forma provavelmente elíptica da carapaça, com bordo lateral reto e sem constrição transversal (DGM 300-R, 301-R, 1472-R, 1482-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
2. Escama cervical presente, não retraída, muito provavelmente alcançando o bordo cranial da carapaça (DGM 301-R, 1472-R e 1485-R).
3. Escama vertebral I maior que a vertebral II (DGM 300-R, 301-R, 302-R, 1485-R e 1472-R).
4. Série neural ininterrupta composta de no mínimo cinco ossos, seguindo o padrão plesiomórfico como encontrado em pelomedusóideos, com neural I oval alongado e os demais lanciformes com o ápice direcionado caudalmente (com neurais I a V: DGM 300-R e 1485-R, com neurais I a VI: DGM 301-R e 302-R, com neurais I a VII: DGM 1472-R).

5. Face articular ilíaca da carapaça nos pleurais VII (muito levemente) e VIII e no suprapigal (DGM 1472-R) ou no pleural VIII e suprapigal (DGM 301-R e 302-R).
6. Sulco marginovertebral XII-V disposto no suprapigal (DGM 1472-R e 1485-R).
7. Pigal relativamente plano e mais longo que largo (DGM 1472-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
8. Cavado lateral levemente presente (DGM 300-R, 301-R, 1482-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
9. Cavado sagital pouco marcado ou ausente (DGM 300-R, 301-R, 302-R, 1472-R, 1482-R, 1483-R e 1485-R).
10. Cristas e tubérculos sagitais e tubérculos parassagitais ausentes (DGM 300-R, 301-R, 302-R, 1472-R, 1482-R, 1483-R e 1485-R).
11. Comprimento do sulco interpeitoral maior que o interabdominal ($P > A$) (DGM 300-R, 301-R, 1472-R, 1482-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
12. Comprimento do sulco interfemoral maior que o interabdominal ($F > A$) (DGM 301-R, 1472-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
13. Ângulo da escama gular na sutura epi-hioplastral (DGM 1472-R e 1485-R) ou logo cranial a esta (DGM 300-R, 1484-R e MNRJ 1313-V).
14. Sulco gulointergular côncavo medialmente (DGM 1484-R e MNRJ 1313-V) ou reto (DGM 1472-R e 1485-R).
15. Sulco interumeral presente (DGM 300-R, 301-R, 1472-R, 1482-R, 1484-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
16. Escama intergular alcançando amplamente o bordo cranial do plastrão e não cobrindo quase inteiramente o entoplastrão (DGM 300-R, 1472-R, 1484-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).

17. Incisura caudal do plastrão arciforme (DGM 301-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
18. Lobo cranial do plastrão mais largo que o lobo caudal (nas desembocaduras dos sulcos umeropeitoral e abdominofemoral) (DGM 1472-R, 1482-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
19. Comprimento ventral do entoplastrão menor que a largura ventral do mesmo (DGM 300-R: $\approx 79\%$; 1472-R: $\approx 82\%$; 1484-R: $\approx 85\%$; DGM 1485-R: $\approx 75\%$ e MNRJ 1313-V: $\approx 87\%$).
20. Porção entoplastral do sulco interumeral entre a metade e um quarto do comprimento do entoplastrão (DGM 300-R: $\approx 50\%$; 1472-R: $\approx 34\%$; DGM 1485-R: $\approx 38\%$ e MNRJ 1313-V: $\approx 46\%$).
21. Processo caudal do xifiplastrão lobulado (MNRJ 1313-V) ou anguloso (DGM 301-R, 1472-R e 1485-R).
22. Ponta do processo caudal do xifiplastrão direcionado dorsalmente (DGM 1485-R ou não (DGM 301-R e MNRJ 1313-V)).
23. Ala do xifiplastrão ausente (DGM 301-R, 1472-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
24. Mesoplastrões ausentes (DGM 300-R, 301-R, 1472-R, 1482-R, 1484-R, 1485-R e MNRJ 1313-V).
25. Espessura das lâminas do hioplastrão e do hipoplastrão relativamente grande (DGM 300-R e 1482-R).
26. Sulco marginoplastral nos processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão marcado (DGM 1472-R e 1482-R).
27. Vértebra cervical alongada (DGM 301-R e 1484-R).
28. Fossa visceral em "U" na face medial dos periferais laterais (DGM 300-R, 301-R, 1482-R e MNRJ 1313-V).
29. Úmero com a fossa intertubercular profunda (DGM 1482-R) ou rasa (DGM 1484-R e 1485-R).
30. Crista rostralateral e caudolateral do esquamosal levemente convergentes (DGM 1484-R).

31. Face articular hioplastral do pleural I distante da face articular pleural II do pleural I (DGM 300-R, 301-R, 302-R, 1472-R, 1482-R, 1483-R e 1485-R).

Característica 1

A forma da carapaça em quelíidas tende a ser elíptica, todavia uma constrição transversal geralmente existe. Esta constrição transversal possui variável grau de desenvolvimento mesmo dentro da espécie, parecendo ser mais desenvolvida com a idade e podendo possuir estreita relação com o grau de desenvolvimento do cavado lateral e da crista lateral.

Em podocnemíidas esta constrição não existe e em alguns pelomedúsidas pode estar levemente presente (e.g., *Pelusios*) (vide Hewitt, 1931). Por outro lado, em ambas as famílias, a crista lateral e o cavado lateral podem estar presentes, embora de maneira sutil (e.g., *Peltocephalus*, *Pelusios*, *Podocnemis*) (vide Boulenger, 1897; Gray, 1864b; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.).

A ausência de constrição transversal pode ser observada em espécies de *Emydura*, *Chelodina*, *Chelus* e *Phrynops* (observação pessoal; vide Gray, 1872a; Pritchard, 1979; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1983; Wermuth & Mertens, 1961; Wieland, 1923; Wood, 1976b; etc.).

Outra característica que influencia o formato da carapaça em quelíidas é a expansão do limbo femoral, fornecendo um formato ovalado. Os periferais VIII, IX, X e XI (principalmente os IX e X) podem possuir dimensão radial bem maior que a dimensão do bordo (sulcos intermarginais VIII-IX e IX-X iguais ou só um pouco menores que os bordos dos periferais VIII e IX, respectivamente). Em *Podocnemis expansa* também observa-se a expansão do limbo femoral: o sulco intermarginal IX-X é menor ou igual ao bordo do

periferal IX porém o sulco intermarginal VIII-IX é bem menor que o bordo do periferal VIII.

Característica 2

A escama cervical não retraída é encontrada em todos os pleurodiras, incluindo formas não-eupleurodiras como *Proterochersis* e *Platycheilus* (vide Młynarski, 1976; Gaffney, 1986) e formas atualmente *incertae sedis* como *Notoemys* (fide Broin, 1988) (vide Wood & Freiberg, 1977). Sua ausência é autapomórfica para pelomedusóideos e algumas espécies de *Emydura* (vide Gaffney, 1977, 1981).

A cervical retraída, não alcançando o bordo da carapaça, é autapomórfica para *Hydromedusa*.

Característica 3

A largura da escama vertebral I maior que a largura da escama vertebral II é encontrada em todos os quelídeos, excetuando-se *Pseudemydura* e *Emydura* (vide Gaffney, 1977; Siebenrock, 1907; Wermuth & Mertens, 1961; etc.).

Em pelomedusóideos é variável, podendo ser maior (e.g., *Pelomedusa*, *Peltocephalus*, *Pelusios*, *Platycheiloides*, *Stupendemys*) (vide Boulenger, 1889; Broadley, 1981; Broin, 1980; Pritchard & Trebbau, 1984; Wood 1976a; etc.) ou menor (e.g., *Bothremys*, *Carteremys*, *Elochelys*, *Rosasia*, *Taphrosphys*) (vide Costa, 1958; Gaffney, 1975a; Gaffney & Zangerl, 1968; Nopcsa, 1931; Williams, 1953; etc.).

Pritchard (1984) relaciona esta expansão ao aumento da porção cranial da carapaça para a proteção do pescoço e da cabeça. O pescoço alcança seu desenvolvimento máximo em *Chelodina* e *Hydromedusa*, e intermediário em *Platemys*, *Phrynops* e *Chelus* (sendo menor em *Platemys*, maior em *Chelus* e variável em *Phrynops*).

Pseudemydura e *Emydura* não possuem pescoço alongado (Goode, 1967), sendo que a retração em *Pseudemydura* é restrita e o teto craniano é amplo, com desenvolvimento restrito das incisuras lateral e caudal (Gaffney, 1977; Pritchard, 1979).

O desenvolvimento restrito das incisuras caudal e lateral do crânio conferem um teto craniano mais amplo, fornecendo uma maior proteção, sendo também encontrado, por exemplo, em *Peltocephalus dumerilianus* (podocnemídida) e nos criptodiras *Dermochelys coriacea* (dermoqueliíida) e *Chelonia mydas* (queloníida), todos com retração restrita do pescoço.

Característica 4

Quelônios possuem as costelas e as vértebras truncais fusionadas a ossos dérmicos especiais (formando os ossos pleurais e neurais, respectivamente) (Romer, 1956) sendo primitivamente um total de onze vértebras e onze pares de costelas (Boulenger, 1889).

A costela truncal I articula-se ventralmente ao pleural I (formado pela costela truncal II). Já a costela truncal X pode formar ou não um pleural (o pleural IX). Quando não, apenas o capítulo costal está presente, sendo articulado ventralmente no pleural VIII, conjuntamente, e variavelmente, com os capítulos costais das vértebras truncal XI e sacral I. A presença de pleural IX é atestado em *Platemys spixii* (RRS 020) e em *Pelomedusa subrufa* (Boulenger, 1889:187).

A vértebra truncal I também não forma neural. Esta é articulada ventralmente ao neural I formado pela vértebra truncal II. Já a vértebra truncal X pode formar um neural (o neural IX).

Algumas formas podem possuir uma série neural composta por dez ossos (e.g., *Araripemys barretoii*) (Price, 1973). Este neural

X refere-se à vértebra truncanl XI, sendo a esta anquilosado (contra Gaffney & Meylan, 1991:338 que denominam este neural como apenas um suprapigal cranial).

A morfologia da série neural considerada mais plesiomórfica é a seguinte: neural I elíptico alongado, neurais II a IX hexagonais e lanciformes e o neural X pentagonal, todos com os ápices direcionados caudalmente. Conforme os neurais mais caudais sejam suprimidos, a morfologia pentagonal passa para o neural transformado em mais caudal (antes hexagonal).

Pseudemydura, até onde se sabe, possui a série neural totalmente ausente; *Emydura* e *Chelodina* foram por muito tempo consideradas como não possuidoras de ossos neurais (salvo *C. oblonga* que os possui normalmente) (Burbidge et al., 1974; Gaffney, 1977). Rhodin & Mittermeier (1977) apresentaram dados que possibilitam considerar que estes dois gêneros apresentam neurais visíveis dorsalmente na carapaça de maneira totalmente variável, com número e formatos diversos e com a série interrompida, ou seja, mostrando serem estes ossos apenas resquícios. Warren (1969a) descreve um exemplar de *Emydura* do Oligoceno da Tasmânia possuidor de um neural (?IV) exposto dorsalmente na carapaça de maneira incompleta e rudimentar, fora do padrão plesiomórfico.

Platemys também sempre foi considerado como não apresentando neurais (Gaffney, 1977), porém A.G.J. Rhodin apud Pritchard (1984) cita a presença de neurais dorsalmente na carapaça de *Platemys platycephala*.

A ausência completa da série neural é também conhecida em podocnemíidas (e.g., "*Podocnemis*" venezuelensis) e pelomedúsidas (e.g., *Taphrosphys phosphaticus*) (vide Bergounioux, 1955; Broin, 1988; Wood, 1985; Wood & Freiberg, 1971; etc.).

Chelus e *Hydromedusa* possuem uma série neural ininterrupta estendendo-se às vezes até mesmo ao neural VII (vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938), sendo que Wood & Moody (1976) figuram um exemplar de *H. maximiliani* com nove neurais, sendo ininterrupta até o neural VIII.

Em *Phrynops* esta série pode variar, tanto na quantidade dos ossos envolvidos quanto na sua contigüidade. Em *P. (Mesoclemmys)* e *P. (Batrachemys)* o neural I pode estar ausente, começando a série a partir do II. Suturas interpleurais I podem interpor-se também entre o neural I e o nual. Em verdade, qualquer neural pode ser subtraído da série ou modificado na morfologia plesiomórfica conforme os exemplares, não havendo um padrão e existindo inclusive exemplares com a série neural morfologicamente plesiomórfica, embora os neurais mais caudais (VII a X) estejam sempre ausentes. *P.(M.) hogei* pode inclusive não possuir neurais visíveis dorsalmente (DGM 142-RR).

Bour & Pauler (1987) observam um *continuum* entre as espécies de *P. (Mesoclemmys)* (exceto *P.(M.) hogei*) e *P. (Batrachemys)*. Neste *continuum* a série neural tomou diferentes configurações, com fixação ou não de um padrão, conforme as espécies.

Um exemplar de *P.(P.) (r.) rufipes* (MNRJ(R) 3527) possui oito neurais contíguos de morfologia plesiomórfica e Baur (1893) e Siebenrock (1904) afirmam que o holótipo de *Emys rufipes* possui sete neurais contíguos. Exemplares de *P.(P.) (geoffroanus)* examinados mostraram variação no número, embora não ultrapassassem sete neurais, os mais caudais podendo inclusive estar isolados do restante da série. Porém na série contínua, a morfologia plesiomórfica é encontrada.

Assim, a presença e o número elevado de neurais é aqui considerado plesiomorfia (*contra* Gaffney, 1977).

Pritchard (1984) relaciona a presença e a ausência de neurais à locomoção. Espécies marinhas em que a propulsão pelos membros dá-se simultaneamente (*e.g.*, *Chelonia*), possuem a série neural completa. Já em espécies com propulsão alternada (*e.g.*, *Caretta*), os neurais tendem a se ausentar. Estes táxons chegam a tamanhos relativamente grandes e têm que vir a terra periodicamente para nidificar, embora amparadas no meio marinho pelo empuxo. Desta maneira, Pritchard (1984) conclui que a supressão de neurais está relacionada à estabilidade estrutural da carapaça como um todo perante as tensões e compressões relacionadas à locomoção de maneira alternada.

Em ambiente dulcícola, e muito mais em ambiente terrestre, o empuxo é menor que no ambiente marinho. Logo espécies terrestres, ou mais terrestres, onde a locomoção dá-se pela alternância dos membros, tenderiam a eliminar os neurais. Tal consideração é válida para *Pseudemys*, *Platemys* e *Phrynops* (*Batrachemys*), sendo que as espécies mais aquáticas (*Chelus* e *Hydromedusa*) tenderiam a reter uma série neural mais plesiomórfica. *Chelodina*, por sua vez, embora bastante aquática, foge deste raciocínio. Pode-se então pensar em reversões, ou seja, seus ancestrais eram mais terrestres, perdendo os neurais, e posteriormente colonizaram o ambiente dulcícola novamente.

Espécies de criptodiras testudínidas (*e.g.*, *Dipsochelys*) de hábitos exclusivamente terrestres, não possuem redução nos neurais, embora morfologicamente sejam bem diferentes do padrão eupleurodira (*vide*, Bour, 1985). Poder-se-ia explicar a sua não redução por um mecanismo alternativo na conformação da carapaça,

pois estas são morfologicamente mais globulosas e nada hidrodinâmicas, com os pleurais mais espessos e alargados alternadamente.

Característica 5

A face articular ilíaca da carapaça é encontrada em quélidas principalmente na face ventral do pleural VIII, sendo que invasões nas faces ventrais do pleural VII e do suprapigal são sempre encontradas em *Platemys* e *Chelus*. Este padrão também é encontrado em *Taquetochelys* (Broin, 1980), um pleurodira *incertae sedis*.

Em *Hydromedusa* varia conforme a espécie, dispondo-se nos pleurais VII e VIII e no suprapigal em *H. tectifera*; já em *H. maximiliani* restringe-se apenas aos pleurais VII e VIII.

Em *Phrynops* varia, podendo estar ausente do pleural VII e presente apenas no pleural VIII e suprapigal em *P.(P.)(r.) rufipes*, *P.(M.) hogei*, *P.(P.)(g.) williamsi* e *P.(P.)(g.) "nordestinensis"*.

Em *Podocnemis*, *Neochelys* e "*Podocnemis*" *stromeri* (podocnemíidas), *Platycheloides* e *Teneremys* (pelomedúsidas) esta face articular é encontrada apenas nas faces ventrais dos pleurais VII e VIII (observação pessoal; vide Broin, 1977, 1980, 1988; Jiménez-Fuentes, 1970; Reinach, 1903; etc.); em *Taphrosphys* e *Bothremys* (pelomedúsidas) é encontrada nos pleurais VII e VIII e suprapigal (vide Gaffney, 1975a; Gaffney & Zangerl, 1968; Hay, 1908; Zangerl, 1948; etc.); em *Araripemys*, um eupleurodira *incertae sedis*, encontra-se no pleural VIII e suprapigal (vide Meylan & Gaffney, 1991).

Característica 6

Em *Pseudemydura*, *Platemys*, *Chelus*, *Chelodina* e *Phrynops* (*P. rufipes*) o sulco marginovertebral XII-V está sempre disposto

sobre o pigal (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Freiberg, 1940, 1945; Fuente, 1986; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1976, 1977; etc.).

Em podocnemíidas (e.g., *Neochelys*, *Palaeaspis*, *Podocnemis*, *Stereogenys*, etc.) (observação pessoal; vide Andrews, 1901, 1903, 1906; Broin, 1977; Gaffney & Meylan, 1991; Jiménez-Fuentes, 1970; Reinach, 1903; Williams, 1953; etc.), em pelomedúsidas (e.g., *Bothremys*, *Elochelys*, *Rosasia*, *Pelomedusa*, *Pelusios*, *Platycheloides*, *Taphrosphys*, etc.) (vide Boulenger, 1889; Broadley, 1981; Broin, 1980; Costa, 1958; Hay, 1908; Nopcsa, 1931; Schmidt, 1940; etc.), em platiquelíidas (e.g., *Platychelys*) (vide Młynarski, 1976; Lydekker, 1889; etc.) e em formas pleurodiras *incertae sedis* (e.g., *Araripemys* e *Notoemys*) (vide Wood & Freiberg, 1977; Meylan & Gaffney, 1991) este padrão se repete. Desta forma pode--se inferir com certeza que tal padrão é o plesiomórfico.

Em todas as ilustrações consultadas de *Emydura* (Boulenger, 1889; Gaffney, 1979, 1981; Legler & Cann, 1980; Rhodin & Mittermeier, 1977; Vis, 1897; etc.), o sulco marginovertebral XII-V está sempre disposto no suprapigal (salvo a *Emydura* ilustrada em Warren, 1969a).

Em *P. (Mesoclemmys)* sempre dispõe-se no suprapigal, embora possa simultaneamente dispôr-se no pigal (observação pessoal; vide Bour & Pauler, 1987; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.). Em *P. (Batrachemys)* pode dispôr-se sobre o suprapigal (observação pessoal; vide Pritchard & Trebbau, 1984) ou não (observação pessoal; vide Boulenger, 1889). Em *P. (Phrynops) (geoffroanus)*, conforme os morfótipos (= espécies), pode dispôr-se sobre o suprapigal (e.g., *P. (P.) (g.) viridis*, *P. (P.) (g.) williamsi*)

(observação pessoal) ou não (e.g., *P. (P.) (g.) hilarii*, *P. (P.) (g.) tuberosus*, *P. (P.) (g.) "nordestinensis"*, *P. (P.) (g.) "fluminensis"*) (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938; Pritchard & Trebbau, 1984).

Em *Hydromedusa* varia conforme a espécie, dispondo-se sobre o suprapigal em *H. tectifera* (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938; Wood & Moody, 1974; etc.) ou por sobre a sutura suprapigopigal em *H. maximiliani* (observação pessoal; vide Wood & Moody, 1976).

O espécimen ilustrado por Warren (1969a) e considerado *Emydura* por Gaffney (1981), possui o sulco marginovertebral XII-V sobre o suprapigal, como encontrado em alguns *Phrynops* e *Hydromedusa tectifera*. Tal material, proveniente do Oligoceno tasmaniano, não apresenta preservado a escama vertebral I para uma comparação com a II através de suas larguras e discriminante para *Emydura*. Desta maneira, não inviabiliza que tal material possa, em verdade, não ser um *Emydura*, mas talvez um *Phrynops* tasmaniano!

Característica 7

O pigal mais longo que largo (sutura suprapigopigal mais curta que a extensão craniocaudal do osso) e levemente côncavo craniocaudalmente, pode ser encontrada em pelomedusóideos (e.g., *Bothremys*, *Podocnemis*, *Taphrosphys*) (observação pessoal; vide Gaffney, 1975a; Schmidt, 1940; etc.), ou não (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*) (vide Bour, 1982; Broadley, 1981; etc.).

Em quelíidas este padrão também varia. Em *Emydura* e *Phrynops* (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938; Gaffney, 1979; Legler & Cann, 1980; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1977; Vis, 1897; Warren, 1969a; etc.) varia

conforme a espécie, mas há uma tendência para pigais alongados e craniocaudalmente côncavos.

Já em *Pseudemydura*, *Platemys*, *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa* existe uma tendência para o pigal ser mais largo que longo, embora também haja variação entre as espécies, porém o osso é sempre convexo craniocaudalmente (observação pessoal; Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Gaffney et al., 1989; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1976, 1977; etc.).

Característica 8

O cavado lateral pode estar presente, levemente ou não, em alguns pelomedusóideos (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*) (vide, Boulenger, 1897; Wermuth & Mertens, 1961; etc.), todavia estando ausente na maioria.

Em certos quelíidas (*Pseudemydura*, *Emydura*, *Platemys*, *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa*) (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Freiberg, 1940, 1945; Gray, 1855, 1872a; Günther, 1884; Legler & Cann, 1980; Ogilby, 1890; Pritchard, 1979; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin et al., 1984; Schnee, 1900; Siebenrock, 1907; Spix, 1824; Wermuth & Mertens, 1961; Werner, 1901; Wood, 1976b; Wood & Moody, 1976; etc.) está geralmente presente, às vezes de maneira ampla, outras de maneira "apertada".

Em *Phrynops* pode estar presente, levemente ou não, em *P.* (*Mesoclemmys*) (presente ou não em *P. (M.) hogei*) e *P. (Batrachemys)* (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Bour, 1973; Bour & Pauler, 1987; Gray, 1855, 1868; Luederwaldt, 1926; Medem, 1960b, 1966; Mertens, 1967, 1970; Müller, 1937; Pritchard, 1979; Pritchard & Trebbau, 1984; Siebenrock, 1904; Wermuth & Mertens, 1961; etc.). Em algumas espécies de *P. (Phrynops)* está

completamente ausente (e.g., *P.(P.)(r.) rufipes*, *P.(P.)(g.) williamsi* e *P.(P.)(g.) waglerii*); em outras varia conforme os espécimens (e.g., *P.(P.)(g.) hilarii*), porém geralmente apresenta-se de maneira leve.

Característica 9

O cavado sagital ladeado por uma crista parassagital é conspícuo em *Platemys* (*Platemys*). Em *P. (Acanthochelys)*, assim como em *Pseudemydura*, *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P. (Batrachemys)*, são sempre suaves, com variação na profundidade e extensão (observação pessoal; vide Siebenrock, 1904). Em *P. (Phrynops)* varia desde totalmente ausentes a levemente presentes.

Pelomedúsidas (*Pelomedusa*) também pode ter um cavado sagital ladeado por cristas parassagitais ou uma crista sagital (vide Hewitt, 1935).

Característica 10

Cristas sagitais e parassagitais são geralmente acompanhados por tubérculos sagitais e parassagitais, sendo que a crista pode desaparecer, tanto cranialmente quanto totalmente, e os tubérculos permanecerem.

Cristas e tubérculos sagitais e parassagitais estão presentes de modo conspícuo em *Chelus* e mais levemente em *Hydromedusa tectifera* (embora filhotes de *H. maximiliani* possam possuir estes tubérculos bem evidenciados nas escamas vertebrais e costais).

Phrynops pode possuir uma forte (e.g., *P.(P.)(r.) rufipes*) ou fraca (e.g., *P.(M.) gibbus*, *P.(P.)(g.) viridis*) crista sagital acompanhada de tubérculos ou não. Em *P.(B.) raniceps* e *P.(P.) (geoffroanus)* parece ser uma característica variável ontogeneticamente, tendo os indivíduos mais jovens crista e

tubérculos sagitais, enquanto nos mais velhos estes tendem a desaparecer a partir da porção cranial da carapaça, permanecendo caudalmente.

Variações na crista e nos tubérculos sagitais também são encontradas em pelomedusóideos (e.g., *Peltocephalus*, *Pelusios*, *Podocnemis*) (observação pessoal; vide Gray, 1855; Laurent, 1956; Pritchard & Trebbau, 1984; Siebenrock, 1904; etc.).

Platycheilus (platiqueliíida) possui cristas e tubérculos sagitais e parassagitais assim como *Chelus* (vide Lydekker, 1889; Młynarski, 1976; etc.). Broin (1977) (contra Pritchard & Trebbau, 1984) relaciona estas duas formas através desta característica.

A crista e tubérculos parassagitais podem estar relacionadas com o cavado sagital (crista sagital estando ausente), como é o caso de *Platemys* (*Platemys*).

Característica 11

O sulco interabdominal mais longo que o interpeitoral é encontrado na maioria dos podocnemíidas (e.g., *Dacquemys*, *Erymnochelys*, *Kenyemys*, *Neochelys*, *Paralichelys*, *Podocnemis*, *Polysternon*, *Roxochelys*, *Stereogenys*, *Stupendemys*) (vide Andrews, 1901, 1903, 1906; Bergounioux, 1935; Cattoi & Freiberg, 1958; Broin, 1977; Jiménez-Fuentes, 1970; Nopcsa, 1931; Price, 1953; Pritchard & Trebbau, 1984; Rancy & Villanueva, 1987; Reinach, 1903; Siebenrock, 1902; Suarez, 1969; Wood, 1976a, 1983; etc.); podendo ser o inverso em muitos pelomedúsidas (e.g., *Bothremys*, *Elochelys*, *Rosasia*, *Taphrosphys*) (vide Broin, 1977; Costa, 1958; Gaffney, 1975a; Gaffney & Zangerl, 1968; Zangerl, 1947; etc.) ou não (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*) (vide Boulenger, 1889; Broadley, 1981; Wermuth & Mertens, 1961; etc.). Em *Proterochersis* (proteroquérsida) e *Araripemys* (eupleurodira *incertae sedis*) o

sulco interpeitoral é maior que o interabdominal (vide Gaffney, 1986; Meylan & Gaffney, 1991; Price, 1973).

Na grande maioria dos criptodiras, o sulco interabdominal é mais longo que os demais sulcos (vide Ernst & Lovich, 1989). Desta forma, esta característica merece uma análise mais ampla e detalhada.

Em quélidas o sulco interabdominal mais longo que o interpeitoral é característico de *Platemys*, *P. (Mesoclemmys)* e alguns *P. (Batrachemys)* (e.g., *P. (B.) tuberculatus*, *P. (B.) dahli* e *P. (B.) zuliae*) (vide Bour & Pauler, 1987; Freiberg, 1940, 1945, 1947; Fuente, 1986; Kanberg, 1926; Luederwaldt, 1926; Medem, 1960b, 1966; Mertens, 1967; Müller, 1937; Pritchard & Trebbau, 1984; Saporiti, 1943; Siebenrock, 1904; Vanzolini et al., 1980; etc.). A relação em *P. (B.) nasutus* e *P. (B.) raniceps* não é ainda clara (vide Lescure & Fretey, 1975; Pritchard & Trebbau, 1984). *P. (Phrynops)*, *Chelus* e *Hydromedusa* não possuem padrão para estes sulcos (observação pessoal; vide Freiberg, 1970; Luederwaldt, 1926; Medem, 1960c, 1974; Mertens, 1967; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1983; Siebenrock, 1904, 1905; Spix, 1824; Vanzolini et al., 1980; Wied, 1925; Wood & Moody, 1976; etc.).

Em relação aos quélidas australasianos pode-se observar que *Pseudemydura* possui o sulco interpeitoral mais longo que o interabdominal (vide Burbidge et al., 1974; Pritchard, 1979; Siebenrock, 1907; Williams, 1958; etc.); em *Chelodina* é variável (vide Burbidge et al., 1974; Fry, 1915; Goode, 1965a, 1967; Rhodin & Mittermeier, 1976; Wermuth & Mertens, 1961; Werner, 1901; etc.). Legler & Cann (1980) não acharam um padrão para *Emydura*.

Característica 12

O sulco interfemoral maior que o interabdominal é encontrado em certos podocnemíidas (e.g., *Carteremys*, *Peltocephalus*, *Roxochelys*, *Stereogenys*, *Stupendemys*, "*Podocnemis*" *brasiliensis*, "*P.*" *argentinensis*) (vide Cattoi & Freiberg, 1958; Broin, 1971; Price, 1953; Pritchard & Trebbau, 1984; Reinach, 1903; Siebenrock, 1902; Suarez, 1969; Williams, 1953; Wood, 1976a; etc.), em certos pelomedúsidas (e.g., *Bothremys*, *Pelomedusa*, *Rosasia*, *Taphrosphys*) (vide Boulenger, 1889; Broin, 1977; Costa, 1958; Gaffney, 1975a; Wermuth & Mertens, 1961; Zangerl, 1947, 1948; etc.), em platiquelíidas (*Platychelys*), em proteroquéríidas (*Proterochersis*) e em formas *incertae sedis* (*Araripemys*) (vide Gaffney, 1986; Meylan & Gaffney, 1991; Młynarski, 1976; etc.). Parece ser uma plesiomorfia.

Em quelíidas varia conforme os gêneros, as espécies e mesmo individualmente, porém parece ser padrão que o sulco interfemoral é menor que o interabdominal em *Pseudemys dura umbrina* e *P. (M.) hogei* (observação pessoal; vide Burbidge et al., 1974; Pritchard, 1979; Luederwaldt, 1926; Mertens, 1967; Siebenrock, 1907).

O sulco interpeitoral parece ser constantemente o menor sulco em *Platemys* e *Phrynops (Mesoclemmys)* (observação pessoal; vide Bour & Pauler, 1987; Freiberg, 1940, 1945; Fuente, 1986; Kanberg, 1926; Luederwaldt, 1926; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin et al., 1984; Saporiti, 1943; etc.) sendo variável nos demais quelíidas consultados.

Característica 13

Não há um padrão definido, para pelomedusóideos, na disposição da escama gular em relação aos epiplastrões e entoplastrão, o ângulo desta pode dispôr-se bem distantemente da

sutura epientoplastral, na referida sutura ou mesmo invadir o entoplastrão (e.g., Andrews, 1901, 1903, 1906; Auffenberg, 1981; Bergounioux, 1935; Boulenger, 1889; Bour, 1982; Broin, 1969, 1971, 1977, 1979, 1980; Cattoi & Freiberg, 1958; Chabanaud, 1935; Collins & Lynn, 1936; Costa, 1958; Gaffney, 1975a; Gaffney & Zangerl, 1968; Kischlat & Azevedo, no prelo; Nopcsa, 1931; Price, 1953; Pritchard & Trebbau, 1984; Reinach, 1903; Schmidt, 1940; Suarez, 1969; Wood, 1975; etc.).

Em quelíidas também não existe padrão definido. Em *Pseudemys* e *Chelodina* o ângulo da gular dispõe-se bem cranialmente da sutura epientoplastral (vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Fry, 1915; Gaffney, 1981; Gaffney et al., 1989; Rhodin & Mittermeier, 1976; Vis, 1897; etc.), em *Emys* varia, invadindo o entoplastrão ou não (vide Boulenger, 1889; Gaffney, 1979, 1981; Legler & Cann, 1980; Vis, 1897; etc.).

Em relação aos quelíidas sulamericanos (*Platemys* e *Chelus*) é variável (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1940, 1945; Fuente, 1986; Hay, 1922; Pritchard & Trebbau, 1984; Wood, 1976b; etc.), e em *Hydromedusa* não avança pelo entoplastrão (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938; Wood & Moody, 1976; etc.).

Em *Phrynosoma* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*) restringe-se ao epiplastrão (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Bour & Pauler, 1987; Medem, 1960b, 1966; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.). Já em *P.* (*Phrynosoma*) (*rufipes*) dispõe-se bem cranialmente à sutura epientoplastral (as gulares são pequenas e dispostas totalmente nos epiplastrões) (observação pessoal; vide Medem, 1974). Em *P.* (*P.*) (*geoffroanus*) é variável, porém não avançando

muito pelo entoplastrão (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1938; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.).

Característica 14

O sulco gulointergular côncavo medialmente ou reto é variável para eupleurodiras. Pode ser encontrado de maneira reta em exemplares de *Emydura* (vide Gaffney, 1981) e *P. (Phrynops) (geoffroanus)* (observação pessoal); por outro lado *Chelodina* também pode possuir sulco intergulo-gular reto (vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Gaffney et al., 1989; Gray, 1855; Pritchard, 1979; Wermuth & Mertens, 1961; etc.), porém a conformação das escamas do lobo cranial do plastrão é sensivelmente diferente.

O formato curvo é certamente o plesiomórfico. O formato reto pode ser apenas uma variação individual do padrão curvo, porém deve-se atentar para uma fixação desta característica em algum táxon.

Característica 15

A ausência de sulco interumeral é conhecida de alguns pelomedusóideos (e.g., *Carteremys*, *Neochelys*, *Stereogenys*, *Taphrosphys*) (vide Andrews, 1901, 1903, 1906; Broin, 1977; Gaffney, 1975a; Reinach, 1903; Williams, 1953; Wood, 1975; Zangerl, 1947; etc.).

Em quélidas está ausente em *Pseudemydura* e *Chelodina* (vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Fry, 1915; Gaffney, 1981; Gaffney et al., 1989; Pritchard, 1979; Rhodin & Mittermeier, 1976; Vis, 1897; Williams, 1958; etc.). Nos demais está sempre presente.

Deve-se salientar que a ausência de sulco interumeral para *Pseudemydura* e alguns pelomedusóideos segue um caminho diferente do seguido por *Chelodina*.

Característica 16

A escama intergular alcançando amplamente o bordo cranial do plastrão e não cobrindo quase inteiramente o entoplastrão é plesiomórfica para pleurodiras.

Chelodina é conhecida como tendo a intergular retraída e recobrando quase inteiramente o entoplastrão. Todavia *C. expansa* a possui, como variação individual, alcançando o bordo do plastrão (vide Gaffney, 1977; Pritchard, 1984; Wermuth & Mertens, 1961; etc.).

Uma espécie de *Chelus* (*C. colombianus*) também podem possuir a intergular retraída, porém concomitantemente possuem as gulares duplicadas ou triplicadas (vide Pritchard, 1984; Villanueva & Santos, 1987; Wood, 1976b; etc.) e a disposição no entoplastrão é plesiomórfica, mostrando ser apenas uma simplasia.

A intergular cobrindo quase inteiramente o plastrão, mas não retraída, é encontrada em *Pseudemydura* e *Hydromedusa* (observação pessoal; vide Burbidge et al., 1974; Gaffney et al., 1989; Pritchard, 1984; etc.).

Característica 17

A incisura caudal do plastrão pode variar entre angular ("V") e arciforme ("U"), possuindo inclusive formatos intermediários.

A forma da incisura caudal em *Podocnemis* pode ser característica da espécie (*P. vogli*), ou ser relacionada ao dimorfismo sexual (*P. lewyana*) ou mesmo aparentemente randômica (*P. unifilis*) (Wood & Gamero, 1971).

Para quélidas, não se conhece um padrão. O estudo feito por Wood & Moody (1976), para *Hydromedusa*, foi inconclusivo. Pritchard

& Trebbau (1984) relata diferenças de profundidade da incisura entre machos e fêmeas de *P. (M.) gibbus*.

Característica 18

O lobo cranial do plastrão mais largo que o lobo caudal (relação da largura do plastrão na desembocadura dos sulcos umeropeitorais e abdominofemorais no bordo) é conspícuo para quélidas sulamericanos; sendo que em *Phrynops* (*Phrynops*) esta relação chega a ser relativamente grande, com o lobo cranial sendo bem mais largo que o caudal (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Bour, 1973; Bour & Pauler, 1987; Freiberg, 1938, 1940, 1945, 1970, 1971; Fuente, 1986; Gray, 1855; Günther, 1884; Hay, 1922; Luederwaldt, 1926; Medem, 1960b, 1960c, 1966, 1974; Mertens, 1967, 1970; Müller, 1935; Müller, 1966; Pritchard, 1979; Pritchard & Trebbau, 1984; Rhodin & Mittermeier, 1983; Schnee, 1900; Spix, 1824; Wermuth & Mertens, 1961; Wied, 1825; Wood, 1976b; Wood & Moody, 1976; etc.).

Nos quélidas australasianos e em pelomedusóideos esta relação é menor, podendo mesmo a regra ser o inverso conforme os táxons (vide Boulenger, 1889; Burbidge *et al.*, 1974; Fry, 1915; Gaffney, 1979, 1981; Goode, 1965a, 1967; Legler & Cann, 1980; Ogilby, 1890; Price, 1953; Pritchard & Trebbau, 1984; Gray, 1872a; Rhodin & Mittermeier, 1976; Siebenrock, 1907; Wermuth & Mertens, 1961; etc.).

Caracerística 19

O entoplastrão de eupleurodiras é, de modo geral, de losangular a campaniforme, podendo a largura ser semelhante ou muito maior que o comprimento (e.g., *Phrynops* (*P.*) (*geoffroanus*) e *Hydromedusa*).

Em todas as espécies de *Platemys* o entoplastrão é campaniforme estreito, com a largura maior disposta no terço mais caudal do comprimento (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Freiberg, 1940, 1945; Fuente, 1986; Pritchard & Trebbau, 1984; etc.).

Característica 20

Em *Pseudemydura*, *Chelodina* e *Hydromedusa* a porção entoplastral do sulco interumeral é curta ou ausente devido a disposição mais caudal do ângulo da intergular (observação pessoal; vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Freiberg, 1938; Fry, 1915; Gaffney, 1981; Gaffney et al., 1989; Rhodin & Mittermeier, 1976; Vis, 1897; Wood & Moody, 1976; etc.). Nos demais quelídeos está sempre presente. Nos demais quelídeos a intergular posiciona-se mais cranialmente, tendo este sulco um maior comprimento.

Nos pelomedusóideos não existe um padrão geral, o sulco interumeral pode existir (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*, *Platycheloides*) ou não (e.g., *Stereogenys*, *Taphrosphys*) pois a intergular pode separar as escamas umerais; os sulcos umeropeitorais e interumeral podem (e.g., *Bothremys*, *Podocnemis*, *Roxochelys*, *Taphrosphys*) ou não (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*, *Platycheloides*) dispôr-se sobre o entoplastrão (observação pessoal; Andrews, 1901, 1903, 1906; Boulenger, 1889; Broin, 1977, 1980; Chabanaud, 1935; Collins & Lynn, 1936; Gaffney, 1975a; Gaffney & Meylan, 1991; Rancy & Villanueva, 1987; Price, 1953; Pritchard & Trebbau, 1984; Wood, 1975; Zangerl, 1947; etc.).

O padrão de *Pelomedusa*, *Pelusios* e *Platycheloides* é o encontrado na maioria dos quelídeos e parece ser o plesiomórfico.

Característica 21

O processo caudal do xifiplastrão anguloso é conhecido de pleurodiras, porém em quélidas o ângulo pode ser mais ou menos aberto e a ponta pode estar mais arredondada ou não, chegando o processo realmente ser lobulado em algumas espécies de *Phrynops* (*P.*) (*geoffroanus*).

A face articular isquiádica pode se posicionar variavelmente em relação ao processo caudal, podendo invadí-lo (dispondo-se além do bordo caudal do xifiplastrão, ou seja, além do fundo da incisura caudal) em *Hydromedusa*, *Podocnemis* e *Phrynops*.

Staesche (1929) descreve "*Naiadochelys*" *patagonica* e "*N.*" *major* observando que tais formas possuíam o processo caudal do xifiplastrão lobulado com a face articular isquiádica invadindo-o.

Característica 22

A ponta do processo caudal do xifiplastrão direcionada dorsalmente é encontrada em alguns quélidas (e.g., *Pseudemys*, *Platemys*, *Chelus*, *Hydromedusa*) (observação pessoal; vide Siebenrock, 1907). Parece ser o mesmo em *Chelodina*, porém não há informações disponíveis sobre *Emydura*.

Em *Phrynops* varia. *P.* (*Mesoclemmys*), *P.* (*Batrachemys*) e *P.* (*Phrynops*) (*rufipes*) a possuem direcionada dorsalmente; porém na maioria dos *P.* (*P.*) (*geoffroanus*) consultados, este direcionamento é pouco ou nada evidente.

Em pelomedusóideos (e.g., *Pelusios* e *Podocnemis*) pode-se também encontrar este direcionamento. Os processos caudais assim dispostos fazem com que a porção mais caudal da abertura caudal do casco seja mais "fechada".

Característica 23

Ala do xifiplastrão bem desenvolvida parece ser típica de *Phrynos (P.) (geoffranus)*, embora esteja presente, variavelmente, nos demais gêneros (exceto *Chelus*) (vide Boulenger, 1889; Burbidge et al., 1974; Freiberg, 1938, 1945, 1947, 1970, 1971; Goode, 1967; Luederwaldt, 1926; Pritchard & Trebbau, 1984; Wermuth & Mertens, 1961; etc.).

Alguns criptodiras (e.g., *Pseudemys*) e pleurodiras (e.g., *Pelomedusa*, *Pelusios*) também a possuem (vide Młynarski, 1976; Wermuth & Mertens, 1961; etc.); porém está ausente na maioria dos pelomedusóideos (vide Broin, 1977; Costa, 1958; Pritchard & Trebbau, 1984; Reinach, 1966; Walker, 1966; Wood, 1975; etc.) e *Araripemys barretoii* (vide Kischlat & Campos, 1990; Meylan & Gaffney, 1991).

A presença de alas pode estar relacionado ao hidrodinamismo, podendo ser uma simplasia nas diversas formas dulcícolas. Porém espécies marinhas de pleurodiras (e.g., *Taphrosphys*, *Bothremys*) e de criptodiras (e.g., *Caretta*, *Lepidochelys*, *Eretmochelys*) não possuem alas (vide Gaffney, 1975a; Gaffney & Zangerl, 1968; Wermuth & Mertens, 1961; etc.), pondo em dúvida esta proposição hidrodinâmica.

Característica 24

Quélidas (*sensu stricto*) não possuem mesoplastrões, sendo esta uma característica autapomórfica para este táxon (Gaffney, 1977), porém os mesoplastrões foram suprimidos independentemente em diversas ocasiões pelos criptodiras (Gaffney & Meylan, 1988).

Característica 25

Broin (1985) observa que quelônios plio-pleistocênicos da Etiópia, atribuíveis a espécies atuais de pleurodiras e

criptodiras, mostram ossos mais espessos. Esta espessura maior seria conseqüente de uma melhor mineralização em clima úmido. Por outro lado podocnemíidas do gênero *Roxochelys* (*R. harrisi*, *R. wanderleyi* e *R. vilavilensis*) são caracterizados por ossos plastrais com grande espessura.

A avaliação desta característica como conseqüência de variação fenotípica ou genotípica entre os quélidas é difícil.

Característica 26

Quélidas possuem fontanelas entre os ossos da carapaça (fontanelas periferopleurais), entre os ossos do plastrão (fontanelas ento-hioplastral e hio-hipoplastral), e mesmo entre os ossos da carapaça e do plastrão (fontanela plastroperiferal) até estágios avançados de desenvolvimento, não se restringindo apenas a filhotes e juvenis (e.g., *Hydromedusa*).

Tal desenvolvimento dificulta a impressão das costuras sobrepostas aos ossos adjacentes a estas fontanelas. *Podocnemis*, que possui o sulco plastroperiferal sempre bem impresso nos periferais, hioplastrão e mesoplastrão, possui a fontanela plastroperiferal, e as demais também, apenas em indivíduos muito jovens.

Em espécies preponderantemente aquáticas de criptodiras (e.g., *Archelon*, *Caretta*, *Dermochelys*), tais fontanelas estão presentes por toda a vida, chegando em *Dermochelys* a praticamente toda a porção dérmica dos ossos envolvidos reduzirem a um máximo (vide Hay, 1922; Pritchard & Trebbau, 1984; Romer, 1966; etc.).

Em *Araripemys barretoii*, um eupleurodira considerado muito aquático por Kischlat & Campos (1991), tais fontanelas estão presentes nos maiores espécimens conhecidos.

Conclui-se que a presença de fontanelas pode estar relacionada à hábitos mais aquáticos, ou seja, uma melhor manobrabilidade, onde a tendência a uma redução óssea faz-se necessária, sendo uma simplasia nas diversas formas.

O gênero *Podocnemis* (pelomedusóide podocnemídida) pode ser considerado mais aquático atualmente que muitos quelíidas. Este, além de não possuir fontanelas no adulto, apresenta os ossos da carapaça e plastrão com articulações imóveis, ao contrário de todos os quelíidas examinados (exceto *Chelus fimbriatus*, que possui a sutura plastropérfica bem forte). A relação entre fontanelas e hidrofília não seria então direta?

Não necessariamente pois a ausência de fontanelas em adultos de espécies muito aquáticas seria uma característica plesiomórfica; por outro lado, a presença de fontanelas em adultos seria uma característica neotênica e apomórfica.

Os mesoplastrões são encontrados no mesmo local da fontanela plastropérfica (Kischlat & Campos, 1990). Por outro lado a perda dos mesoplastrões por parte dos quelíidas fez com que a ossificação, e conseqüente articulação, dos ossos da carapaça e plastrão participantes da fontanela plastropérfica se estendesse por mais tempo, relativamente, até completar-se.

Característica 27

A vértebra cervical alongada é conseqüência de um pescoço alongado, já que o número de vértebras cervicais em quelônios é fixo (Romer, 1956).

A descrição de vértebras cervicais em pleurodiras é limitada, constando apenas descrições para *Pelusios*, *Podocnemis*, *Stupendemys*, *Chelus* e *Araripemys* (Chabanaud, 1935; Günther, 1882; Hoffstetter & Gasc, 1969; Kischlat & Campos, 1990; Meylan & Gaffney, 1991; Williams, 1950; Wood, 1976a). Gaffney (1979a),

Hoffstetter & Gasc (1969) e Kasper (1903) descrevem o atlas e o áxis de *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa*.

A fórmula das faces articulares dos corpos cervicovertebrais em quélidas é sensivelmente diferente da encontrada em pelomedusóideos. Baur (1887) foi o primeiro a observar que quélidas possuem os corpos cervicovertebrais V e VIII biconvexos; Boulenger (1889) foi o primeiro a fornecer a fórmula de todos os oito corpos:)1(, (2(, (3(, (4(, (5),)6),)7(, (8).

Considerando-se os gêneros recentes de pelomedusóideos (*Erymnochelys*, *Pelomedusa*, *Peltocephalus*, *Pelusios* e *Podocnemis*) e as vértebras descritas de *Stupendemys*, infere-se que os pelomedusóideos, até onde se sabe, são conservativos em relação ao comprimento do pescoço. *Araripemys*, atualmente *incertae sedis* (*fide* Meylan & Gaffney, 1991), possuiu um pescoço alongado, porém a fórmula cervical é compatível com pelomedusóideos, sendo:)1(, (2),)3),)4),)5),)6),)7),)8). Caso se confirme *A. barretoii* como um pelomedusóie, este seria o único com tal característica.

As vértebras cervicais de *Hydromedusa* possuem o corpo e o arco fundidos entre si (observação pessoal). Gaffney (1979a:021) observa que *Chelodina* e *Hydromedusa* possuem o arco e o corpo bem suturados ("*close fitting sutures*") ou fundidos ("*complete fusion*"). Como os exemplares de *Hydromedusa* examinados não mostravam qualquer traço de sutura entre o corpo e o arco, chega-se a conclusão que Gaffney (1979a) fez referência a *Chelodina* quando escreveu "*close fitting sutures*". Hoffstetter & Gasc (1969:211), por sua vez, figuram o atlas de *Chelodina* possuindo o intercentro não fundido ao centro e ao arco, diferenciando-se assim de *Hydromedusa* e assemelhando-se, pelo menos, aos quélidas sul-americanos.

Gaffney (1977:021) observa que *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa* possuem as vértebras cervicais mais longas que as truncais, sem definir se tal comprimento refere-se ao corpo apenas ou aos processos articulares (zigapófises). O DGM 301-R possui o comprimento da vértebra cervical ?V (nos processos articulares cranial e caudal) maior que o corpo da vértebra truncanal I.

Em *Phrynops* o pescoço varia muito em tamanho, desde formas com pescoço relativamente curto (e.g., *P. (Mesoclemmys)*) até formas com pescoço relativamente longo, como atestam alguns exemplares de *P. (Phrynops) (geoffroanus)*, que possuem as vértebras cervicais maiores que as truncais.

Característica 28

A seção transversal da fossa visceral dos periferais laterais (IV a VII) de eupleuroodiras pode ser em "U" ou em "V". Pelomedusóideos a possuem em "V" (e.g., *Bothremys*, *Peltocephalus*, *Podocnemis* e *Taphrosphys*) (observação pessoal; vide Hay, 1908; Gaffney, 1975a; Zangerl, 1968) e quelíidas sulamericanos em "U" (observação pessoal). Dentre os quelíidas o único gênero consultado que não possui fossa visceral é *Hydromedusa*, na medida em que neste, os periferais são virtualmente cilíndricos ("O"). Em *Emydura* parece que o padrão é em "V" (vide Burke et al., 1983).

Característica 29

O úmero de *Hydromedusa* possui a fossa intertubercular relativamente rasa. Tal morfologia foi interpretada por Kischlat & Campos (1990) para *Araripemys barretoii*, um eupleuroodira incertae sedis, como conseqüente de hábitos aquáticos, onde este osso, e os músculos aí inseridos, teriam uma função principalmente de propulsão horizontal (natação) e secundariamente de sustentação vertical. Realmente os táxons consultados, considerados como

possuidores de hábitos terrestres (e.g., *Platemys* (*Platemys*) e *Phrynops* (*Batrachemys*)), possuem a fossa intertubercular mais profunda; em *P.* (*Phrynops*) é variável.

Característica 30

O esquamosal apresentando as cristas rostrolateral e caudolateral altas, delgadas e levemente convergentes, com uma profunda fossa lateral no meio parece ser característico de *Phrynops* (*P.*) (*geoffroanus*), pois o crânio de *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes* seja desconhecido. Em *Phrynops* (*Batrachemys*) as cristas são fortemente convergentes, podendo a crista rostrolateral não ser delgada mas espessa, característica também encontrada em *P.* (*Mesoclemmys*).

Nos demais gêneros a fossa lateral pode ser rasa, e as cristas possuem espessura e convergências variáveis.

Não há fossa lateral do esquamosal em pelomedusóideos.

Característica 31

A face articular hioplastral do pleural I pode situar-se bem próxima da sutura interpleural I-II (face articular pleural II do pleural I) (e.g., *Emydura*, *Chelus* e *Platemys*) (observação pessoal; vide Burke et al., 1983). Em *Platemys* esta condição pode ser extrema, avançando por sobre a sutura interpleural I-II.

Hydromedusa tectifera não possui a face articular hioplastral do pleural I, pois as fontanelas plastroperiferais são muito desenvolvidas. *H. maximiliani* possui tal face articular disposta muito lateralmente, incluindo o periferal IV (e não o III como seria de se esperar).

Em *Phrynops* varia, desde próxima à sutura interpleural I-II (*P.* (*Phrynops*)) até distante (*P.* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*)), porém sempre alongada e invadindo o periferal III.

Em podocnemíidas esta face é arredondada, próxima ou distante da sutura interpleural I-II e não alcançando o periferal III (e.g., *Peltocephalus*, *Podocnemis*, "*Podocnemis*" *stromeri*) (observação pessoal; vide Reinach, 1903); em pelomedúsidas botremíidas é alongada, estreita e próxima da sutura interpleural I-II (e.g., *Bothremys*) (e.g., Gaffney & Zangerl, 1968; Zangerl, 1948), ou pequena, lateral e também próxima da referida sutura (e.g., *Taphrosphys*) (vide Gaffney, 1975a).

6.3. Considerações filogenéticas

Quélidas são bem caracterizados osteologicamente pelas seguintes sinapomorfias (Gaffney, 1977):

1. ausência de mesoplastrões;
2. desenvolvimento das incisuras lateral e caudal do crânio de maneira inversa aos pelomedusóideos, ou seja, com a incisura lateral bem desenvolvida e a incisura caudal moderada; e,
3. ausência de osso jugal.

Dentre os gêneros incluídos nesta família pode-se observar que *Pseudemydura*, *Platemys*, *Chelus*, *Chelodina* e *Hydromedusa* possuem apomorfias que mostram ser cada um dos gêneros monofiléticos.

Pseudemydura possui as seguintes sinapomorfias (Gaffney, 1977):

1. sutura parietoquadrática;
2. desenvolvimento acentuado da lâmina horizontal do supraoccipital;
3. desenvolvimento acentuado do parietal lateralmente;
4. expansão ventrolateral do postorbital;

5. extensão rostral do esquamosal;
6. sutura coronoidoprearticular presente;
7. sutura esplenioprearticular presente; e,
8. maxilar aproximando-se no tômio sagital da maxila, chegando a formar uma sutura intermaxilar sagital.

Platemys possui a seguinte sinapomorfia (observação pessoal):

1. entoplastrão campaniforme estreito ventralmente, com a largura maior disposta no terço mais caudal.

Chelus possui as seguintes sinapomorfias (observação pessoal; Gaffney, 1977):

1. nasais ausentes;
2. prefrontal exposto dorsalmente na abertura externa da narina;
3. pterigóides estendendo-se cranialmente na abertura interna da narina;
4. achatamento extremo do crânio;
5. cavidade timpânica estendendo-se lateralmente em grau considerável;
6. processos mediais do jugal e postorbital dispostos inteiramente na superfície externa do crânio;
7. redução do tômio da maxila;
8. desenvolvimento acentuado de tubérculos e cristas sagitais e parassagitais;
9. processos ventrais dos corpos das vértebras truncais II a X baixos; e,
10. desenvolvimento acentuado do canal costovertebral, com os capítulos costais alongados e os processos dorsais das vértebras truncais altos e formando uma lâmina contínua.

Chelodina possui as seguintes sinapomorfias (observação pessoal; Gaffney, 1977):

1. processos rostrais dos frontais separando os nasais sagitalmente;
2. fusão sagital dos frontais;
3. ausência de barra temporal;
4. sutura basisfenoidoquadrática extensa; e,
5. intergular retraída, pouco alcançando ou não o bordo cranial do plastrão, todavia não modificando o número padrão das escamas (13).

Hydromedusa possui as seguintes sinapomorfias (observação pessoal; Gaffney, 1977):

1. abertura interna da narina relativamente grande;
2. sutura interprefrontal sagital dorsal à sutura interfrontal sagital, escondendo parte daquela;
3. escama cervical retraída; e,
4. ausência ou disposição lateral extrema da face articular hioplastral do pleural I.

Superfícies trituratórias amplas, sínfise mandibular uncinada e aspecto massivo da mandíbula foram as características propostas como apomórficas para *Emydura*, porém tais características são também encontradas em pelomedusóideos (Gaffney, 1977, 1981). Gaffney (1979) e Gaffney *et al.* (1983) questionam o monofiletismo de *Emydura*, sugerindo que este táxon seja parafilético ou mesmo polifilético.

Em relação ao gênero *Phrynops*, o problema é semelhante. Gaffney (1977) afirma que não conseguiu uma única característica apomórfica para o gênero.

Por outro lado, Bour & Pauler (1987) defendem a monofilia de *P.* (*Batrachemys*) (incluindo inclusive *P.* (*M.*) *gibbus* e *P.* (*M.*) *vanderhaegei*) baseando-se, dentre outras características, pela

redução gradativa da lâmina horizontal do parietal, formando um *continuum* entre as formas aí incluídas. Porém estes autores não forneceram dicotomias e características apomórficas e plesiomórficas de todo este grupo; sugerindo inclusive relações com *Platemys* (*Acanthochelys*).

Rhodin & Mittermeier (1983) comparam algumas características cranianas de *Phrynops* (*Mesoclemmys*) *hogeii*, *P. (M.) vanderhaegei*, *P. (M.) gibbus*, *P. (P.) (r.) rufipes*, *P. (P.) (g.) hylarii*, *P. (P.) (g.) williamsi* e *P. (P.) (g.) geoffroanus*, também sem fornecer dicotomias e características apomórficas e plesiomórficas.

O presente autor acredita que o gênero *Phrynops* seja parafilético (fig. 4). Um ramo teria dado origem a *Platemys* e a *P. (Batrachemys)*, onde o entoplastrão se estreitou por um lado e a lâmina horizontal do parietal se reduziu por outro, sendo características apomórficas de cada táxon respectivamente, e atestando suas monofilias.

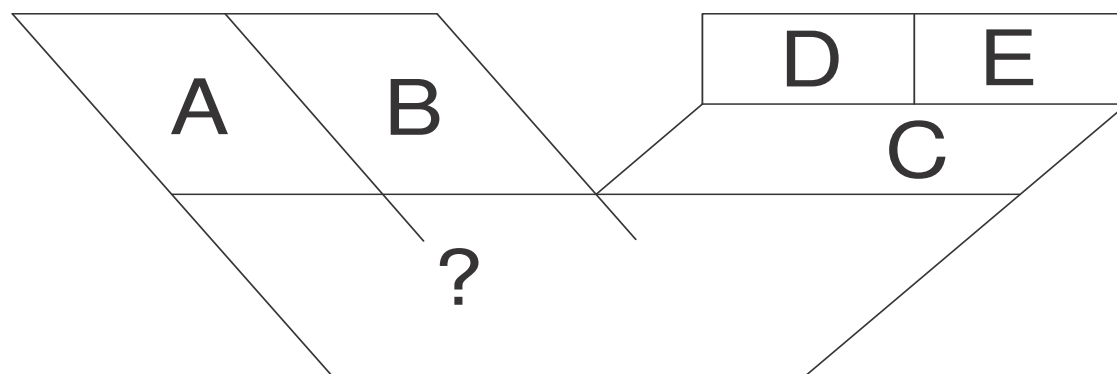


Fig. 4. Relações filogenéticas gradísticas entre os gêneros *Phrynops* e *Platemys*. **A:** *P. (P.) (rufipes)*. **B:** *P. (P.) (geoffroanus)*. **C:** *P. (Mesoclemmys)*. **D:** *P. (Batrachemys)*. **E:** *Platemys*. Nota-se que *P. (Phrynops)* (**A+B**) é difilético; *P. (Mesoclemmys)* (**C**) é parafilético; e *P. (Batrachemys)* e *Platemys* (**D** e **E**) são monofiléticos. *P. (P.) (geoffroanus)* (**B**) é provavelmente parafilético, podendo tomar parte no grupo basal. *P. (P.) (rufipes)* (**A**) é considerado monofilético por exclusão, sendo apenas formado por *P. rufipes*.

P. (Mesoclemmys) é, por sua vez, parafilético. Talvez estando no caminho de *Platemys* e *P. (Batrachemys)*, concordando, em parte, com a opinião de Bour & Pauler (1987).

P. (Phrynops) deve ser difilético. O agrupamento contendo *P. (P.) (rufipes)* e *P. (P.) (geoffroanus)* é apenas por conveniência.

P. (P.) (geoffroanus) é um complexo de espécies muito semelhantes. Algumas delas podem ser consideradas vicariantes (*P. depressus*, *P. "fluminensis"*, *P. geoffroanus*, *P. "nordestinensis"*, *P. tuberosus* e *P. viridis*), distribuindo-se conforme as bacias hidrográficas. Porém *P. hilarii*, *P. waglerii* e *P. williamsi* fogem deste padrão. *P. waglerii* pode mesmo mostrar relações com *P. (Mesoclemmys)* e *P. (Acanthochelys)*. Por sua vez *P. williamsi* possui o crânio assemelhando-se, na conformação geral, ao crânio de filhotes de outros morfótipos (= espécies) de *P. (P.) (geoffroanus)*.

Os crânios de *P. (P.) (geoffroanus)* adultos são largos e achatados (exceto *P. williamsi* que é alto), embora não tanto quanto o de *Chelus*, mas bem mais que os dos demais gêneros da família.

Em se tratando das características externas (e.g., coloração, padrão de colorido, tegumento, etc.) existe alguma variabilidade individual e um padrão geral para todas as espécies, o suficiente para propiciar confusões.

Para exemplificar a confusão nomenclatural, pode-se citar que *P. williamsi* sempre foi confundida com *P. geoffroanus* até a sua descrição oficial (e.g., Boulenger, 1889; Freiberg, 1970; Hensel, 1868; Rhodin & Mittermeier, 1983; Siebenrock, 1905; etc.). Por outro lado, *P. hilarii* já foi confundida com *P. geoffroanus* (e.g., Duméril & Bibron, 1835; Wermuth & Mertens, 1961; vide

Pritchard & Trebbau, 1984), e as demais espécies aqui consideradas (*P. depressus*, *P. tuberosus*, *P. viridis* e *P. waglerii*) já foram todas sinonimizadas a *P. geoffroanus* por diversos autores (e.g., Fróes, 1958; Pritchard & Trebbau, 1984; Wermuth & Mertens, 1961; etc.).

Dentro do atual estágio de conhecimento, é melhor considerar, a princípio, *P.(P.) (geoffroanus)* como um grupo parafilético ou mesmo polifilético com alta simplasia. Inter-relações com o gênero *Emydura* não devem ser descartadas.

6.4. Considerações sistemáticas

Pôde-se observar a dificuldade em definir-se o quê é um *Phrynops (P.) (geoffroanus)*, e em se tratando dos morfótipos (= espécies) o problema não é diferente, quando se procura características apomórficas inquestionáveis.

O material da formação Tremembé pode ser melhor analisado por exclusão dos demais táxons melhores definidos. Conforme as características preservadas nos espécimes estudados e o pouco conhecimento osteológico das espécies recentes, os espécimens fósseis da formação Tremembé diferenciam-se de:

DGM 300-R

1. *Pelomedusóideos*: 24 e 28.
2. *Pseudemydura*: 1, 3, 4, 9, 15, 16 e 20.
3. *Emydura*: 3, 4 e 31.
4. *Chelodina*: 4, 15, 16 e 20.
5. *Platemys*: 1, 4, 11, 19 e 31.
6. *Chelus*: 10 e 31.
7. *Hydromedusa*: 1, 10, 16, 20, 28 e 31.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10.

DGM 301-R

1. Pelomedusóideos: 2, 24, 27 e 28.

2. *Pseudemydura*: 1, 3, 4, 9, 12, 15 e 27.

3. *Emydura*: 3, 4, 27 e 31.

4. *Chelodina*: 4, 15.

5. *Platemys*: 1, 4, 11, 27 e 31.

6. *Chelus*: 10 e 31.

7. *Hydromedusa*; 1, 2, 10, 28 e 31.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10.

DGM 302-R

1. Pelomedusóideos: ?

2. *Pseudemydura*: 3, 4 e 9

3. *Emydura*: 3, 4 e 31.

4. *Chelodina*: 4.

5. *Platemys*: 4 e 31.

6. *Chelus*: 10 e 31.

7. *Hydromedusa*; 10 e 31.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): ?

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10.

DGM 1472-R

1. Pelomedusóideos: 2, 18 e 24.

2. *Pseudemydura*: 3, 4, 7, 9, 12, 13, 15, 16, 18 e 20.

3. *Emydura*: 3, 4 e 31.

4. *Chelodina*: 4, 7, 13, 15, 16 e 20.

5. *Platemys*: 4, 7, 11, 19 e 31.

6. *Chelus*: 7, 10 e 31.

7. *Hydromedusa*: 2, 7, 10, 16, 20 e 31.
8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.
9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10 e 13.

DGM 1482-R

1. *Pelomedusóideos*: 18, 24 e 28.
2. *Pseudemydura*: 1, 4, 9, 15 e 18.
3. *Emydura*: 4 e 31.
4. *Chelodina*: 4 e 15.
5. *Platemys*: 1, 4, 11 e 31.
6. *Chelus*: 10 e 31.
7. *Hydromedusa*: 1, 10, 28 e 31.
8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.
9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10.

DGM 1483-R

1. *Pelomedusóideos*: ?
2. *Pseudemydura*: 9.
3. *Emydura*: 31.
4. *Chelodina*: ?
5. *Platemys*: 31.
6. *Chelus*: 10 e 31.
7. *Hydromedusa*: 10 e 31.
8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): ?
9. *Phrynops* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: ?

DGM 1484-R

1. *Pelomedusóideos*: 24 e 30.
2. *Pseudemydura*: 7, 13, 15, 16 e 30.
3. *Emydura*: 30.
4. *Chelodina*: 7, 13, 15, 16 e 30.
5. *Platemys*: 7, 19 e 30.

6. *Chelus*: 7 e 30.

7. *Hydromedusa*: 7, 16 e 30.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 30.

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 13.

DGM 1485-R

1. Pelomedusóideos: 2, 18, 24 e 28.

2. *Pseudemydura*: 1, 3, 4, 7, 9, 12, 13, 15, 16, 18 e 20.

3. *Emydura*: 3, 4 e 31.

4. *Chelodina*: 4, 7, 13, 15, 16 e 20.

5. *Platemys*: 1, 4, 7, 11, 19 e 31.

6. *Chelus*: 7, 10 e 31.

7. *Hydromedusa*: 1, 2, 7, 10, 16, 20, 28 e 31.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10 e 13.

MNRJ 1313-V

1. Pelomedusóideos: 18, 24 e 28.

2. *Pseudemydura*: 1, 7, 12, 13, 15, 16, 18 e 20.

3. *Emydura*: ?

4. *Chelodina*: 7, 13, 15, 16 e 20.

5. *Platemys*: 1, 7, 11 e 19.

6. *Chelus*: 7.

7. *Hydromedusa*: 1, 7, 16, 20 e 28.

8. *Phrynops* (*Mesoclemmys*) e *P.* (*Batrachemys*): 11.

9. *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes*: 10 e 13.

Com exceção do DGM 1484-R, conhecido por restos cranianos onde pode-se observar a característica 30, considerada aqui como própria de *P.* (*P.*) (*geoffroanus*), muito embora o crânio de *P.* (*P.*) (*r.*) *rufipes* seja atualmente desconhecido, os demais espécimens ficam impossibilitados de uma identificação

inquestionável pela ausência de características apomóficas conhecidas para o casco.

Todavia são coerentes com este táxon, não ficando em discordância e podendo, provisoriamente, ser consideradas com *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) indeterminata* até melhores definições sobre os morfótipos zoológicos.

6.5. Considerações paleoambientais

Paula-Couto & Mezzalira (1971) observam que o grupo Taubaté é formado por duas formações discordantes: a formação Tremembé e a formação São Paulo, sobreposta à primeira. A formação Tremembé é caracterizada litologicamente por folhelhos papiráceos e pirobetuminosos e argilitos sílticos maciços, contendo areias e argilas intercaladas. A paleofauna é composta de invertebrados, peixes, répteis, aves, mamíferos e restos vegetais parcialmente carbonizados. A formação São Paulo é caracterizada litologicamente por argilitos, arenitos, folhelhos e conglomerados. Paleontologicamente contem apenas restos vegetais.

Paula-Couto *in* Paula-Couto & Mezzalira (1971) observa que os depósitos de folhelhos pirobetuminosos, com restos de uma fauna fóssil predominantemente aquática e inteiramente continental, e os de argila bentonítica, sotopostos àqueles e com fósseis de mamíferos ungulados terrícolas, indicam diferentes *facies* climáticas, relativamente muito pouco separadas entre si temporalmente mas imediatamente contíguas no espaço pois tanto os folhelhos como as argilas alternam-se diversas vezes na coluna geológica. Os folhelhos indicam um ambiente úmido, de pluviosidade acentuada e bem distribuída no tempo, onde um lago de águas calmas, remansosas e pouco profundas, acumulava sedimentos finos

de característica limosa. Matas mais ou menos densas vicejavam nas encostas, permitindo apenas o transporte de sedimento com granulometria fina e leve, depositados lentamente no fundo deste lago. As argilas bentoníticas sugerem, por sua vez, um clima semi-árido, associado ou não a vulcanismos. Os folhelhos formam-se mais comumente em águas rasas e calmas, nas proximidades das praias, onde acumulando-se lentamente. Já as argilas bentoníticas acumulam-se em geral em um espaço de tempo relativamente curto. Assim as argilas da formação Tremembé se formaram em espaços de tempo curtos, sob condições climáticas provavelmente semi-áridas e/ou condições tectônicas diversas. Savanas nas planícies elevadas e matas de galeria eram encontradas. As encostas das montanhas estariam desta forma desprovidas de cobertura vegetal de proteção, sujeitas a uma erosão mais rápida e muito ativa.

Os espécimens DGM 1482-R e 1483-R, coletados pelo médico ortopedista Herculano M.F. de Alvarenga, são provenientes da argila bentonítica (*fide* H.M.F. de Alvarenga, na etiqueta). Desta forma pode-se considerar que, pelo menos, estes espécimens morreram no lago Tremembé quando este fazia parte de um ambiente árido ou numa porção árida circunvizinha.

Os espécimens DGM 300-R, 301-R, 302-R e 1485-R e MNRJ 1313-V mostram uma perturbação *post mortem* mínima. Estes espécimens, mesmo os incompletos, mostram os processos intrarticulares das faces articulares dos ossos do casco sem qualquer tipo de desgaste devido à erosão, não demonstrando assim carreamento e retrabalhamento. Porém a ausência de crânios é notável, apenas o DGM 1484-R comporta alguns ossos. Este crânio infelizmente estava inserido em um bloco de lamito muito erodido, de forma que sua maior parte já havia sido perdida.

Os folhelhos pirobetuminosos da formação Temembé são oriundos de um ambiente lântico, na realidade um fundo de lago. Caso estes espécimens estivessem totalmente completos poderia pensar-se que tais exemplares morreram durante a hibernação, porém não parece ser o caso. Talvez o mais provável é que tais indivíduos morreram e afundaram durante a decomposição e a expulsão, parcial ou total, dos gases oriundos da decomposição, sendo então recobertos por sedimentos.

Realmente não se pode afirmar que estes *Phrynopos* eram típicos de ambiente lântico, logo pertencentes a uma fauna típica de lago. O gênero *Phrynopos* não pode ser utilizado como indicador de ambientes lânticos pois *P. williamsi* é citado como típico de ambiente lótico (Hensel, 1868; Rhodin & Mittermeier, 1983), embora as demais espécies (e.g., *P. hilarii*, *P. geoffroanus*, *P. tuberosus*, *P. "nordestinensis"*) sejam conhecidas por habitarem lagoas, lagos, arroios e rios (Pritchard & Trebbau, 1984).

Hydromedusa maximiliani é conhecida pela dificuldade de se criar no cativeiro em zoológicos, já que ambientes lânticos são mais fáceis de se reproduzir do que os lóticos. Estes *Phrynopos* da formação Tremembé poderiam ter sido carregados para o lago Tremembé e aí morrido, como acontece com *Hydromedusae maximiliani* carregadas para baixadas ou criadas em tanques lânticos.

Caso semelhante de fossilização por impressões de cascos em folhelhos é conhecido do Oligoceno da Tasmânia, estando representado o gênero *Emydura* (Warren, 1969a).

6.6. Considerações paleoecológicas

Exemplos da fauna de vertebrados típicos dos dois ambientes fitofisionômicos citados para a região do lago Tremembé, são conhecidos da própria formação Tremembé. *Leontinia gaudryi* (Leontiniidae, Notoungulata, Mammalia) é compatível com um ambiente de matas densas, sendo semelhante em hábitos à anta (*Tapirus terrestris*, Tapiridae, Perissodactyla, Mammalia). Já *Physornis brasiliensis* (Phorusrhacidae, Gruiformes, Aves), conhecido pelo tamanho avantajado e seu possante bico que evidencia hábitos carnívoros, é compatível com um ambiente de savana. Esta alternância temporal entre áreas florestadas e áreas abertas com florestas de galeria proposto por Paula-Couto in Paula-Couto & Mezzalana (1971) é também proposta por Haffer (1979) para a região amazônica durante o Quaternário.

7. CONCLUSÕES

Paula-Couto (1970:920) identificou o material da formação Tremembé como pertencentes à família "Chelyidae", comportando possivelmente dois gêneros. Tal material é certamente um quelídea (*sensu stricto*), e possui a morfologia compatível com o que se denomina hoje de *Phrynops*, sendo muito semelhante às espécies recentes de *Phrynops* (*P.*) (*geoffroanus*).

Conclui-se certamente que não se trata de qualquer gênero australasiano (*Pseudemydura*, *Emydura* e *Chelodina*) e que dentre os gêneros sulamericanos, sem dúvida não se trata de *Platemys*, *Chelus* ou *Hydromedusa*.

Com exceção do DGM 1484-R, conhecido por restos cranianos, onde pode-se observar a característica 30, considerada aqui como própria de *P.* (*P.*) (*geoffroanus*), os demais espécimens ficam impossibilitados de identificação inquestionável pela ausência autapomorfias conhecidas para o casco.

Todavia existe uma coerência com este táxon, não ficando em discordância e podendo, provisoriamente, ser consideradas como *Phrynops* (*Phrynops*) (*geoffroanus*) *indeterminata* até o conhecimento de melhores definições sobre os morfótipos zoológicos.

O gênero *Phrynops* certamente não é monofilético, e *P.* (*P.*) (*geoffroanus*) é um grupo complexo, sendo algumas espécies vicariantes por um lado e convergentes morfologicamente por outro.

Dada a presença de *Hydromedusa* no Eoceno da Patagônia, fazendo com que toda a história evolutiva da família, quando na formação dos gêneros como hoje conhecemos, se retrate a tempos pré-oligocênicos, é difícil contribuir com a idade da formação Tremembé através dos dados relacionados a seus quelônios.

A semelhança deste material com as espécies atuais de *P. (P.) (geoffroanus)* pouco contribui para uma conclusão satisfatória sobre a idade da formação Tremembé, pois este táxon é muito antigo e o registro pode representar apenas um *flash* de uma forma bem antiga, não estando incoerente com a datação de Paula-Couto & Mezzalana (1971) que forneceram uma idade oligocênica para os depósitos de Tremembé.

Por outro lado o horizonte estratigráfico do material coletado não foi registrado, tornando-se difícil determinar mesmo sua idade relativa dentro da formação.

Só após a definição dos táxons zoológicos de *P. (P.) (geoffroanus)*, fornecendo dicotomias, características apomórficas e plesiomórficas e relacionando os clados obtidos com a geologia e biogeografia, é que possuir-se-á uma história pós-eocênica.

8. GLOSSÁRIO DE TERMOS ÓSTEO-ANATÔMICOS

Uma listagem de termos latinos propostos para o casco nos termos de uma nomenclatura anatômica está em final de preparação (Kischlat, MS). Embora já completa, problemas relacionados a gramática da língua latina impossibilitaram a sua inclusão neste trabalho. Porém, um glossário em português é aqui apresentado para auxiliar na leitura. Procurou-se agrupar os verbetes inter-relacionados, mostrando uma alternativa direcional ou opção do termo por intermédio de colchetes ("[" e "]""). Por outro lado, o uso de parênteses ("(" e ")") visa dar uma explicação complementar dos termos ou opção de um termo plural.

Abdominal. Veja [escama] *abdominal*.

Abertura caudal [cranial] do casco. Caudalmente [Cranialmente], o casco tem uma abertura para a saída dos membros pélvicos e da cauda [da cabeça e dos membros torácicos].

Acetábulo. Região onde se articula a cabeça do fêmur. O acetábulo comporta uma concavidade formada pelos três ossos pélvicos, sendo a margem desta concavidade mais lateralmente projetada que os corpos dos ossos envolvidos. Internamente, o acetábulo tem três suturas: iliopúbica, ilioisquiádica e pubicoisquiádica. Estas em animais jovens, estão inseridas em sulcos, e em adultos, estes sulcos desaparecem. Em quelíidas, contrapondo *Podocnemis* e *Peltocephalus* (podocnemíidas), a porção ilíaca da margem acetabular possui uma inflexão bem forte.

Ala. Expansão no bordo lateral do lobo caudal do plastrão, terminando na costura [no sulco] femorocaudal.

Ângulo. Introdução de uma escama entre duas outras. *E.g.*, vertebral II entre as costais II e III, costal IV entre as marginais IX e X, e marginal II entre a vertebral I e a costal I. A nomenclatura compõe-se da aglutinação dos nomes (em ordem alfabética) e números das escamas em que o ângulo se introduz (*e.g.*, ângulo intercostal II-III da vertebral II, ângulo

intermarginal IX-X da costal IV, e ângulo costovertebral I-I da marginal II, respectivamente).

Arco da vértebra. Veja *vértebra*.

Área do ligamento elástico. Área de inserção de ligamentos dorsalmente às faces articulares do processo articular caudal das vértebras cervicais.

Axilar. Veja [escama] *axilar*.

Bordo. Do latim "*margo*" (*fide* Becker, 1977:006) e não "*margem*". Denomina toda aresta centrífuga da carapaça e dos lobos cranial e caudal do plastrão, tanto para as escamas como para os ossos.

Bordo caudal da carapaça. Veja *limbo*.

Bordo cranial da carapaça. Veja *limbo*.

Bordo cranial do lobo cranial do plastrão. Comporta o bordo entre as duas costuras [os dois sulcos] guloumerais.

Bordo femoral da carapaça. Veja *limbo*.

Bordo lateral da carapaça. Veja *limbo*.

Bordo lateral do lobo cranial do plastrão. Comporta o bordo entre a costura [o sulco] guloumeral e o fundo da incisura axilar, por vezes formando a crista da ponte. O bordo

lateral pode estar um pouco cranialmente disposto, caso as escamas gular e intergular sejam reduzidas.

Bordo umeral da carapaça. Veja *limbo*.

Canal costovertebral. Canal formado entre os capítulos costais, a lâmina dorsal das vértebras truncais e a face ventral dos neurais. Também denominado como "canal colateral vertebral".

Canal vertebral. Canal por onde percorre a medula espinhal dentro da vértebra, com a metade dorsal e ventral formando um sulco no arco e no corpo da vértebra, respectivamente.

Carapaça. Do espanhol *carapacho*. Conjunto ósseo dorsal do casco revestido por escamas córneas. Pela disposição destas escamas, pode-se definir duas regiões: limbo e disco. A latinização deste nome apresenta certos problemas, porém autores de língua alemã (e.g., Reinach, 1903) utilizam "*carapax*", palavra que parece ser a mais conveniente para se utilizar como neologismo latino.

Casco. "*Testa*" foi o termo usado por Bojanus (1819) para designar o conjunto dorsal (carapaça) e ventral (plastrão) da caixa óssea dos quelônios. Em português não existe termo proposto. Mendes (1982) e Costacurta (1985) evitaram fornecer qualquer termo que englobasse a carapaça e o plastrão conjuntamente. Autores de língua inglesa (e.g., Romer, 1956) utilizam o termo "*shell*". Em português optou-se pelo uso de "casco", pois achou-se que "concha" seria muito "malacofílico".

Caudal. Tem a conotação de direção; em direção à cauda. Consulte Baumel et al. (1979:xiii) para explicações sobre a preferência deste termo.

Caudal. Veja [escama] *caudal*.

Cavado lateral da carapaça. Em quelídeos é comum um cavado percorrendo as marginais laterais (IV a VIII), as quais podem ter o bordo formando uma crista lateral.

Cavado(s) [Crista(s)] sagital [parassagital(ais)] da carapaça. A presença de um cavado sagital na carapaça, ladeado por uma crista, ou de uma crista ladeada por um cavado, ou mesmo a existência de três cristas na carapaça (uma sagital e duas parassagitais) é comum em quelônios (e.g., *Kinosternon*, *quinostérnida*, *criptodira*).

Cavados parassagitais da carapaça. Veja *cavado sagital da carapaça*.

Cavidade visceral do casco. Região ocupada pelas vísceras, entre a carapaça e o plastrão.

Centrífujo. Tem a conotação de direção; em direção ao bordo da carapaça. Em se tratando da posição de estruturas em escamas marginais e em ossos periferais cuja identidade é desconhecida (logo a denominação das costuras [dos sulcos] fica impossibilitada), uma descrição topográfica análoga a uma circunferência é preferível. Termos como "cranial", "caudal", "lateral" e "medial" são ambíguos e não descrevem analogamente todas estas escamas e estes ossos.

Centrípeto. Tem a conotação de direção; em direção ao centro da carapaça. Em se tratando da posição de estruturas em escamas marginais e em ossos periferais cuja identidade é desconhecida (logo a denominação das costuras [dos sulcos] e das faces articulares fica impossibilitada), uma descrição topográfica análoga a uma circunferência é preferível. Termos como "cranial", "caudal", "lateral" e "medial" são ambíguos e não descrevem analogamente todas estas escamas e estes ossos.

Cervical. Veja [escama] *cervical*.

Constricção da ponte do plastrão. Constricção entre a parte lateral e medial da ponte, devido às incisuras axilar e ingüinal do casco.

Constricção do lobo caudal do plastrão. Cranialmente, quase sempre na costura abdominofemoral, e adjacente à incisura ingüinal, o lobo caudal pode estar constriado, tendo largura inferior à sua porção imediatamente caudal.

Constricção do lobo cranial do plastrão. Adjacente à incisura axilar, o lobo cranial pode estar constriado, diminuindo assim sua largura.

Constricção femorocaudal do xifiplastrão. Encontrada no bordo lateral do xifiplastrão onde desemboca o sulco femorocaudal, imediatamente caudal à ala.

Constricção transversal da carapaça. Estreitamento transversal da carapaça na altura da ponte, ou seja, dorsalmente à costura [ao sulco] plastro-marginal e à sutura plastroperiferal.

Corpo da vértebra. Veja *vértebra*.

Costal. Veja [escamas] *costais*.

Costelas sacrais. Primitivamente existiam dois pares de costelas sacrais (Romer, 1956). Estas estão atrofiadas e tendem a desaparecer, permanecendo apenas, e variavelmente, os capítulos costais do primeiro par, suturados aos pleurais VIII (ou IX) e contíguos aos pares atrofiados das costelas truncais X e XI. Veja *costelas truncais* e *face articular sacrocostal*.

Costelas truncais. Pode-se determinar onze pares de costelas truncais, sendo oito destes pares fundidos a ossos dérmicos especiais formando os pleurais. O par de costelas I é atrofiado e sutura-se craniomedialmente na superfície ventral do pleural I. O par de costelas II pertence totalmente ao pleural I; os demais seguem, infelizmente, uma numeração desconexa. Os pares de costelas X e XI são também atrofiados, permanecendo apenas os capítulos, se estes chegarem a existir, suturados ao pleural VIII. O termo "truncal" foi utilizado para as costelas do tronco, pois quelônios não possuem tórax e abdômen (não há diafragma, costelas com porções ventrais ou diferenciação entre as vértebras). As costelas são formadas por três regiões: o corpo, o colo e o capítulo. Veja *vértebras truncais*.

Costura. Termo utilizado por Siebenrock (1904, 1905, 1907) ("Naht") e Pritchard & Trebbau (1984) ("seam"). Como equivalente em português tem-se "costura" e em latim vulgar "consutura". Representa a linha de justaposição entre duas escamas do casco. Para uma individualização maior das costuras toma-se o nome aglutinado, em ordem alfabética, das escamas envolvidas (ou com o prefixo "inter" no caso de escamas de mesmo nome) seguido do número destas (e.g., costura marginovertebral II-I, entre a marginal II e a vertebral I; costura intervertebral I-II, entre as vertebrais I e II). No caso de escamas sem numeração, esta deverá preceder a que possui numeração (e.g., costura abdominomarginal VIII, entre a abdominal e a marginal VIII). No caso das escamas do plastrão optou-se pela ordenação anatômica craniocaudal (e.g., costura abdominofemoral). Embora seja observado um padrão geral nas costuras, variações entre espécies e mesmo entre indivíduos são encontradas. formam-se assim os nomes

consoante sua necessidade.

Costura [Sulco] discolimbar. Termo geral para a costura [o sulco] entre as escamas [as impressões das escamas] do disco (vertebrais I e V e todas as costais) e as escamas [as impressões das escamas] do limbo (cervical e todas as marginais).

Costura [Sulco] plastrumarginal. Representa o termo geral para a linha [para a impressão da linha] de justaposição entre as escamas [a impressão das escamas] do plastrão (axilar, peitoral, abdominal e ingüinal) e as escamas da carapaça (marginais IV a VIII).

Cranial [Rostral]. Tem a conotação de direção; em direção ao crânio. Em se tratando do crânio o termo "rostral", equivalente a "cranial", é preferível. Consulte Baumel et al. (1979:xiii) para explicações sobre a preferência destes termos.

Crista da ponte do plastrão. Representa a continuação do bordo lateral do lobo cranial do plastrão, totalmente ou parcialmente, sobre a ponte. Por sua vez, o bordo lateral do lobo caudal do plastrão também pode continuar sobre a ponte, chegando às vezes a formar uma crista contínua.

Crista [Fossa] do osso pigal. Dorsalmente, o osso pigal pode ter uma forma tectiforme variavelmente arredondada; ventralmente pode possuir uma cavidade para a cauda.

Crista lateral da carapaça. Veja *cavado lateral*.

Crista sagital da carapaça. Veja *cavado sagital da carapaça*.

Cristas parassagittais da carapaça. Veja *cavado sagital da carapaça*.

Dextrógiro. Tem a conotação de direção; em sentido horário. Em se tratando da posição de estruturas em escamas marginais e em ossos periferais cuja identidade é desconhecida (logo a denominação de faces articulares fica impossibilitada), uma descrição topográfica análoga a uma circunferência é preferível. Termos como "cranial", "caudal", "lateral" e "medial" são ambíguos e não descrevem analogamente todas estas escamas e estes ossos.

Disco. O termo "disque" foi utilizado por Duméril & Bibron (1835) para a diferenciação da região da carapaça possuidora de escamas vertebrais e costais.

Distal. Tem a conotação de direção. Segundo Baumel et al. (1979) o termo "distal" só deve ser usado no quirídio e abandonado definitivamente para o esqueleto axial (incluindo costelas).

Dorsal. Tem a conotação de direção; em direção ao dorso.

Entoplastrão. Osso ímpar disposto sagitalmente entre os epiplastrões e hioplastrões, no lobo cranial do plastrão. Romer (1956) comenta que o entoplastrão seria homólogo ao interclavicular dos demais répteis. Tem uma forma de losangular a lanciforme, podendo possuir uma apófise caudo-dorsal.

Epiplastrão. Osso par disposto cranialmente no lobo cranial do plastrão. Romer (1956) comenta que o epiplastrão seria homólogo à clavícula dos demais répteis.
[Escama] abdominal. Escama par situada na ponte do plastrão, caudalmente à escama peitoral e cranialmente à escama femoral, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escama] axilar. Pequena escama par situada na ponte do plastrão, na incisura axilar do casco, entre as escamas peitoral e marginais III e IV (variavelmente).

[Escama] caudal. Escama par situada caudalmente no lobo caudal do plastrão, caudalmente à escama femoral, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo. Denominada por Pritchard & Trebbau (1984) como "anal". Veja escamas [do casco].

[Escama] cervical. Escama ímpar cranial do limbo, disposta tanto na superfície dorsal quanto na ventral deste, até a inserção da pele do corpo.

[Escama] femoral. Escama par situada no lobo caudal do plastrão, caudalmente à escama abdominal e cranial à escama caudal, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escama] gular. Escama par situada no lobo cranial do plastrão e lateralmente à intergular, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escama] ingüinal. Pequena escama par situada na ponte do plastrão, na

incisura ingüinal do casco, entre as escamas abdominal e marginais VII e VIII (variavelmente).

[Escama] intergular. A intergular é a única escama ímpar sagital e cranial às demais no lobo cranial do plastrão (as demais são pares), prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escama] peitoral. Escama par situada no lobo cranial e na ponte do plastrão, caudalmente à escama umeral e cranialmente à escama abdominal, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escama] umeral. Escama par situada no lobo cranial do plastrão, caudalmente às escamas gular e intergular e cranialmente à escama peitoral, prolongando-se sobre a superfície dorsal do plastrão até a inserção da pele do corpo.

[Escamas] costais. Escamas pares dispostas lateralmente no disco. Tomam os números I, II, III e IV, direita e esquerda, craniocaudalmente. Têm dois ou três ângulos que penetram entre as marginais adjacentes. As costais II e III podem ser muito semelhantes: desta forma ao se descrever material fragmentário pode haver dúvidas quanto a identidade da costal. Portanto deve-se determinar as costuras [os sulcos] como "cranial", "craniomedial", "caudomedial", "lateral" e "caudal" e os ângulos como "dextrógiros", "intermédios" e "sinistrógiros".

[Escamas] marginais. Escamas pares do limbo, recebem numeração de I a XII, craniocaudalmente, e prolongam-se sobre a superfície ventral do limbo até a pele do corpo ou até à costura [ao sulco] plastr marginal na ponte do plastrão.

[Escamas] vertebrais. Escamas dispostas sagitalmente no disco. Tomam os números I, II, III, IV e V craniocaudalmente. As vertebrais II, III e IV têm ângulos que penetram entre as costais adjacentes (ângulos intercostais I-II, II-III e III-IV); por sua vez, a vertebral V tem ângulos intermarginais XI-XII e XII-XII. As vertebrais II, III e IV podem ser muito semelhantes. Deste modo, ao se descrever material fragmentário pode haver dúvidas quanto à identidade da vertebral. Por isso deve-se denominar as costuras [os sulcos] como "cranial", "craniolateral", "caudolateral" e

"caudal" e o ângulo como "lateral".

Escamas [do casco]. A nomenclatura das escamas do casco, especialmente da carapaça, sempre variou de autor para autor (vide Zangerl, 1969), porém Pritchard & Trebbau (1984) chegaram a termos bem exatos, exceção feita ao termo "anal" usado por eles para a escama mais caudal do plastrão. Tal termo é considerado impropriedade, dado o fato de que quelônios não possuem ânus e sim cloaca e, caso se entenda como um termo simplesmente direcional (em direção ao ânus) o termo "caudal" é preferível. Pode-se abreviar a denominação destas escamas (e.g., a [escama] marginal) tomando o nome gênero feminino. Autores de língua portuguesa (e.g., Costa, 1940, 1958; Price, 1953, 1973) costumam denominar as escamas do casco como "escudos", todavia Romer (1985) afirma que "escudo" é sinônimo de escama córnea. Optou-se em utilizar o termo "escama" (do latim *squama*) pela total semelhança ontogenética às escamas córneas reptilianas; escudo seria apenas um termo alternativo para as escamas do casco de quelônios, podendo ser utilizado sem problemas.

Esquamosal. O esquamosal de *Phrynosoma* possui duas cristas, uma mais rostral e espessa (crista rostralateral) e outra mais caudal e delgada (crista caudolateral); entre estas cristas encontra-se a fossa lateral. Caudalmente à crista caudolateral encontra-se processo paroccipital também formado pelo quadrado; entre a crista caudolateral e o processo paroccipital encontra-se a fossa caudal. O processo rostralateral é formado por duas lâminas ósseas, distintas ventralmente na face articular quadrática; laterodorsalmente a crista rostralateral possui um área rugosa que continua no anel timpânico.

Face. Face representa uma área articular ou um plano de um determinado osso. Veja *superfície*.

Face articular hioplastral do pleural I. O pleural I mostra na sua face ventral um encaixe para a porção craniodorsal do processo lateral do hioplastrão.

Face articular hipoplastral do pleural V [do pleural VI]. A porção dorsocaudal do processo lateral do hioplastrão articula-se variavelmente nos pleurais V e VI.

Face articular ilíaca da carapaça. Local onde se sutura o ílio na superfície

ventral da carapaça, podendo comportar os pleurais VII e VIII e o suprapigal.

Face articular sacrocostal I. O pleural VIII (ou o IX, caso este exista) pode possuir, variavelmente, três capítulos costais articulados de maneira imóvel. Os dois primeiros referem-se às costelas truncais X e XI, o seguinte, refere-se à costela sacral I. Veja *costelas sacrais*, *face articular truncocostal X* e *vértebras truncais*.

Face articular truncocostal I. O pleural I mostra craniomedialmente o encaixe para a costela trunca I atrofiada. Veja *ossos pleurais* e *costelas truncais*.

Face articular truncocostal X [XI]. O pleural VIII mostra medialmente, e variavelmente, as faces articulares para os capítulos costais das costelas truncais X e XI e sacral I atrofiadas. Veja *costelas truncais*, *face articular sacrocostal*, *ossos pleurais* e *vértebras truncais*.

Femoral. Veja [escama] *femoral*.

Fontanela ento-hioplastral [hio-hipoplastral, hipoxifiplastral]. Ao nascer o plastrão de quelônios mostra espaços entre os ossos do plastrão que desaparecem com o crescimento (vide Gray, 1873a), em quelídeos, especialmente *Hydromedusa tectifera*. Estes espaços podem permanecer abertos em indivíduos bem crescidos.

Fontanela hio-hipoplastral. Veja *fontanela ento-hioplastral*.

Fontanela hipoxifiplastral. Veja *fontanela ento-hioplastral*.

Fontanela periferossuprapigal. Veja *fontanelas periferopleurais*.

Fontanela plastroperiferal. Fontanela presente em quelídeos jovens, na articulação entre o hioplastrão, hipoplastrão e periferais V e VI, no local onde se esperaria encontrar o mesoplastrão (vide Kischlat & Campos, 1990:397).

Fontanelas periferopleurais. Alguns quelônios quando jovens, outros por toda a vida, mostram aberturas entre os ossos pleurais e suprapigal e os ossos periferais. Sua numeração segue o número do pleural imediatamente caudal ou o suprapigal, pois os periferais variam na sua disposição. E.g., fontanela periferopleural I,

cranial ao pleural I e adjacente ao(s) periferal(ais) associado(s); fontanela periferossuprapigal, cranial ao suprapigal e adjacente ao(s) periferal(ais) associado(s).

Forâmen obturatório. Veja *incisura obturatória*.

Forâmens intervertebrais dorsais. As lâminas dorsais dos arcos podem formar uma parede contínua ou não, podendo permanecer forâmens entre elas.

Forâmens intervertebrais ventrais. Ventrolateralmente, entre dois arcos vertebrais adjacentes e um centro vertebral, encontram-se saídas para vasos e nervos espinhais.

Fossa costal de osso periferal. A extremidade lateral do corpo da costela costuma inserir-se numa fossa, tanto no meio de um osso periferal como entre dois ossos periferais adjacentes, formando uma articulação gonfótica.

Fossa do osso pigal. Veja *crista do osso pigal*.

Fossas [Processos] intrarticulares. As faces articulares do hipoplastrão e xifiplastrão emitem processos que se penetram em fossas, formando uma articulação gonfótica, fortalecendo a estrutura geral do conjunto ósseo e formando suturas alternadas. Em geral, nas superfícies dorsais e ventrais, da carapaça e do plastrão, observam-se também suturas em disposição alternada, todavia em menor escala, refletindo pequenos processos e fossas intrarticulares.

Fossa visceral de osso periferal. Encontrada na face centrípeta dos periferais IV a VII onde se acomodam as vísceras.

Gular. Veja [escama] *gular*.

Hioplastrão. Osso par, caudal aos ossos epiplastrão e entoplastrão. Os hioplastrões, conjuntamente com os epiplastrões e entoplastrão, tomam parte na formação no lobo cranial do plastrão. Comporta uma região medial, a lâmina medial, e uma região lateral, o processo lateral. O processo lateral do hioplastrão articula-se com os periferais III a V e com o pleural I, tomando parte na formação da ponte.

Hipoplastrão. Osso par, caudal ao hioplastrão e mesoplastrão. Os hipoplastrões, conjuntamente com os xifiplastrões, tomam parte na

formação no lobo caudal do plastrão. Comporta uma região medial, a lâmina medial, e uma região lateral, o processo lateral. O processo lateral do hipoplastrão articula-se variavelmente com os periferais V, VI, VII, VIII e aos pleurais V e VI, tomando parte na formação da ponte.

Ílio. Osso que articula-se dorsalmente de maneira variável com os pleurais VII e VIII e com o suprapigal. Ventralmente participa do acetábulo, articulando-se com o ísquio e o púbis. O ílio pode ser dividido em três regiões: extremidade dorsal, escapo e extremidade ventral.

Impressão de escama. As escamas refletem-se nos ossos do casco, inclusive reproduzindo linhas de crescimento e linhas radiais. Desta forma, numa descrição osteológica o que realmente descreve-se é a impressão de escamas, e não a escama propriamente dita, já que a impressão reflete a face ventral desta. Veja *escamas [do casco]*.

Impressões vasculares. Os vasos que irrigam a derme da carapaça e do plastrão podem deixar impressões reticulares por todo o casco (também nas superfícies ventrais do nugal, periferais e pigal e nas superfícies dorsais do epiplastrão, hioplastrão, hipoplastrão e xifiplastrão, até à linha de inserção da pele). Estas impressões podem estar bem nítidas ou não, inclusive no mesmo indivíduo.

Incisura axilar do casco [do plastrão]. Lateralmente, cranioventral à articulação entre o plastrão e a carapaça, encontram-se pilares que formam a incisura axilar.

Incisura caudal (do lobo caudal) do plastrão. Siebenrock (e.g., 1904, 1905 e 1907) denominou-a "*Anal schnitten*", Rhodin & Mittermeier (1983) como "*anal notch*". "*Schnitten*" e "*notch*" são traduzidos por "incisura". Para explicação do termo "caudal" veja *escamas [do casco]*.

Incisura ingüinal do casco [do plastrão]. Lateralmente, caudoventral à articulação entre o plastrão e a carapaça, encontram-se os pilares que formam a incisura ingüinal.

Incisura [Forâmen] obturatória. Na grande maioria dos répteis (inclusive em quelônios criptodiras), mamíferos e aves, esta estrutura é denominada "forâmen", pois normalmente se encontra fechada, uma vez que o púbis e o ísquio articulam-se medialmente. Em quelônios pleurodiras, dada as

suturas entre o púbis e o ísquio ao xifiplastrão, esta estrutura encontra-se aberta, pois o púbis não se articula medialmente com o ísquio. O termo "incisura" então é preferível. Encontra-se entre o processo medial do púbis e a extremidade ventral do ísquio.

Incisura pubicoisquiádica. Incisura ventral formada pelos escapos do púbis e do ísquio.

Ingüinal. Veja [escama] *ingüinal*.

Interangular. Veja [escama] *interangular*.

Intermédio. Tem a conotação de localização. Utilizado quando se deseja denominar alguma estrutura entre uma "centrífuga" e outra "centrípeta", ou entre uma "dextrógira" e outra "sinistrógira".

Ísquio. Osso que se articula ventralmente ao xifiplastrão e dorsalmente participa do acetábulo, articulando-se com o ílio e o púbis. O ísquio pode ser dividido em três regiões: extremidade dorsal, escapo e extremidade ventral.

Lateral. Tem a conotação de direção; em direção ao lado do corpo.

Limbo. O termo "limbe" foi utilizado por Duméril & Bibron (1835) para a diferenciação da região do casco possuidora de escamas cervical e marginais. Ventralmente, o limbo comporta as superfícies ventrais da cervical e das marginais. Conforme a anatomia do limbo, divide-se o bordo da carapaça em cinco regiões distintas, compreendendo: bordo cranial (cervical e marginais I); bordo umeral (marginais II e III); bordo lateral (marginais IV a VIII); bordo femoral (marginais IX e X) e bordo caudal (marginais XI e XII).

Linha de inserção da pele. Linha, às vezes pouco nítida, onde a pele do corpo do animal liga-se aos ossos do plastrão (epiplastrões, hioplastrões, hipoplastrões e xifiplastrões) e aos ossos da carapaça (nucal, periferais e pigal).

Linhas concêntricas. As escamas do casco podem ter linhas concêntricamente dispostas que refletem o crescimento da escama. Estas linhas podem estar impressas também nos ossos subjacentes.

Linhas radiais. As escamas do casco podem possuir linhas radialmente dispostas que refletem o crescimento da escama. Estas linhas podem estar

impressas também nos ossos subjacentes.

Lobo caudal do plastrão. Porção caudal do plastrão. Comporta as escamas femorais e caudais, assim como a parte caudal dos hipoplastrões e a totalidade dos xifiplastrões.

Lobo cranial do plastrão. Porção cranial à ponte do plastrão. Comporta as escamas interangular, gulares, umerais e parte das peitorais, assim como os ossos epiplastrões, entoplastrão e parte do hioplastrão.

Marginal. Veja [escamas] *marginais*.

Medial. Tem a conotação de direção; em direção ao meio do corpo.

Mesoplastrão. Osso par, disposto entre o hioplastrão e o hipoplastrão. Articula-se com os periferais, também tomando parte na formação da ponte. Sua presença é plesiomórfica, presente em pelomedusóideos e ausente em quelíidas. *Proterochersis* possui dois pares alongados com suturas intermesoplastrais sagitais (vide Młynarski, 1976:023). Por sua vez, *Pelusios* possui apenas um par que também articula-se sagitalmente. Nos demais pelomedusóideos, os mesoplastrões são arredondados e lateralmente dispostos. Em quelíidas, que não possuem mesoplastrões (porém veja Fuente, 1985 e Broin, 1988 para material fóssil plesiomórfico assinado a esta família), no local onde estes seriam encontrados, é encontrada em jovens a fontanela plastroperiferal (vide Kischlat & Campos, 1990:397). Veja *fontanela plastroperiferal*.

Neural. Veja [ossos] *neurais*.

Nucal. Veja [osso] *nucal*.

[Osso] nucal. Osso ímpar sagital, periférico e cranial da carapaça. Sutura-se com os periferais I, neural I e pleurais I.

[Osso] pigal. Osso ímpar sagital, periférico e caudal da carapaça. Sutura-se com o suprapigal e com os periferais XI. *Podocnemis lewyana* e *Elochelys perfecta* (pelomedusóideos), por não possuírem suprapigal; têm o pigal suturado aos pleurais VIII.

Ossos [do casco]. A nomenclatura dos ossos do casco, especialmente da carapaça, sempre variou de autor para autor (vide Zangerl, 1969), porém Pritchard & Trebbau (1984) chegaram a termos bem exatos. Pode-se abreviar a denominação destes ossos pela

supressão do termo "osso" (e.g., o [osso] periferal), tomando o nome gênero masculino.

[Ossos] neurais. A série neural primitiva era de dez ossos. Muito cedo na evolução, os neurais IX e X foram suprimidos e em pleurodiras, especialmente quelíidas, a série neural pode estar totalmente ausente. A supressão de neurais pode tanto comportar os mais caudais (mais comumente) quanto, também, os mais craniais, ou mesmo também a supressão parcial dos neurais centrais. Quando na descrição de um neural indeterminado, as faces articulares devem ser denominadas "cranial", "lateral" (ou "craniolateral" e "caudolateral" caso o neural seja hexagonal) e "caudal". Os neurais compõem-se de um osso dérmico especial e o arco da vértebra subjacente. Como padrão geral, os sulcos intervertebrais cruzam os neurais I, III e V, caso estejam presentes.

[Ossos] periferais. Ossos pares periféricos da carapaça. O padrão encontrado é de onze pares, porém ossos supranumerários podem ser encontrados em qualquer um dos lados. Os periferais, em geral, articulam entre si e com os pleurais, formando suturas interperiferais e periferopleurais; o periferal I sutura-se ainda com o nocal; os periferais III, IV, V, VI, VII e VIII suturam-se com os ossos plastrais (hioplastrão, hipoplastrão, e quando presente, com o mesoplastrão), e o periferal XI com o suprapigal e pigal. Na descrição de um periferal indeterminado deve-se denominar as faces articulares como "dextrógira", "sinistrógira", "centrípeta" e "ventral"; este último termo em se tratando de periferais laterais.

[Ossos] pleurais. Ossos pares dispostos lateralmente, análogos às costelas. Os pleurais são constituídos por um osso dérmico especial e a costela subjacente (Romer, 1956), podendo ser por vezes fácil diferenciá-los. Na descrição de um pleural indeterminado devem-se denominar as faces articulares como "cranial", "caudal", "lateral" e "medial" ("craniomedial" e "caudomedial" se necessário). Como padrão geral, os sulcos intercostais estendem-se nos pleurais II, IV e VI; os sulcos intervertebrais nos pleurais I, III, V e VIII; e os sulcos costovertebrais nos pleurais I e VIII.

[Ossos] suprapigais. Primitivamente existiam dois ossos suprapigais

alinhados em quelônios. Em um espécimen de *Platemys spixii* (RRS 020) pode-se observar um suprapigal cranial pequeno, entretanto nos demais pleurodiras apenas um suprapigal é o normal, embora se conheçam espécies onde o suprapigal está ausente, com o pleural VIII articulando-se com o pigal (e.g., *Elochelys perfecta* e *Podocnemis lewyana*, pelomedusóideos). O suprapigal pode articular-se com o neural mais caudal, ou, quando este está ausente, com os pleurais mais caudais.

Peitoral. Veja [escama] peitoral.

Pelve. Em anatomia humana o termo "pelve" comporta ambos os ísquios, os ílios, os púbis e as vértebras sacrais. Por sua vez, o termo "coxal" ("*Os coxae*") comporta a região que compreende o acetábulo. "Pelve" aqui comporta apenas o conjunto dos três ossos da cintura pélvica (ílio, ísquio e púbis), excluindo as vértebras sacrais. Foi escolhido para quelônios o termo "pelve" pela sua universalidade no uso (e.g., Bojanus, 1819:019 e Romer, 1956:316) e pela falta de um termo mais apropriado.

Periferal. Veja [ossos] periferais.

Pigal. Veja [osso] pigal.

Pilar. Qualquer espessamento ósseo linear para fortalecimento. Está relacionado às linhas de força entre faces articulares de um osso.

Plantar. Veja ventral.

Plastrão. Do italiano *piastrone*. Conjunto ósseo ventral do casco revestido por escamas córneas. Divide-se em três porções: lobo cranial, ponte e lobo caudal.

Pleural. Veja [ossos] pleurais.

Ponte do plastrão. É a região de ligação do plastrão à carapaça, comportando uma parte medial, plana, contígua aos lobos cranial e caudal, e uma parte lateral. A ponte, formada em parte pelos ossos hioplastrão e hipoplastrão, e mesoplastrão quando presente, comporta parte das escamas peitorais e a totalidade das escamas abdominais, axilares e ingüinais (as duas últimas totalmente na parte lateral, dorsalmente nas incisuras axilar e ingüinal, respectivamente).

Ponto de costura [sutura]. Ponto entre três ou mais costuras [suturas] se encontram.

Poros. Poros são encontrados na costura plastrum marginal, cranialmente, lateral à incisura axilar, e caudalmente, lateral à incisura ingüinal. Osteologicamente, encontram-se no hioplastrão e hipoplastrão, próximo às faces articulares periferais. Em podocnemídeos, chegam, conforme a quantidade, a ser diagnósticos de espécies. Em quelídeos, o número padrão é de um poro axilar e de um poro ingüinal.

Processo articular caudal [cranial] da vértebra. Também chamado de zigapófise caudal [cranial]. Na vértebra truncal I e nas vértebras caudais, encontra-se o processo articular cranial disposto de maneira típica, porém nas demais vértebras truncais os processos articulares cranial e caudal de vértebras imediatas estão atrofiados e anquilosados entre si.

Processo articular cranial da vértebra. Veja *processo articular caudal da vértebra*.

Processo caudal do xifiplastrão. Expansão caudal do xifiplastrão. Os dois processos caudais dos xifiplastrões formam a incisura caudal do plastrão. Variavelmente, a parte laterocaudal da face articular do ísquio pode invadir este processo. A forma do processo caudal pode variar sexualmente, individualmente e especificamente, conforme os táxons, podendo ser angular ou lobulado.

Processos intrarticulares. Veja *fossas intrarticulares*.

Proximal. Tem a conotação de direção. Segundo Baumel et al. (1979) o termo "proximal" só deve ser usado no quirídio e abandonado definitivamente para o esqueleto axial (incluindo costelas).

Protoescama. Por vezes a escama primordial, oriunda do recém-nascido, pode permanecer por grande parte da vida, estando a origem das linhas radiais e concêntricas, e não estando, necessariamente, no centro da escama, mas sim, conforme estas, dispostas variavelmente. Nas vertebrais a protoescama dispõe-se sagitocaudalmente; nas costais centrocaudalmente; nas marginais centrifugocaudalmente; na cervical cranialmente; e nas escamas plastrais centrocentripetamente.

Púbis. Osso que se articula ventralmente com o xifiplastrão e dorsalmente participa do acetábulo,

articulando-se com o ílio e o ísquio. O púbis pode ser dividido em três regiões: extremidade dorsal, escapo e extremidade ventral.

Quadrado. O quadrado possui e, em eupleurodiras, a cavidade timpânica tubular, com a lâmina óssea soldando-se caudoventralmente, formando a comissura do quadrado e fechando a incisura da columela auricular.

Rostral. Veja *cranial*.

Sinistrógiro. Tem a conotação de direção; em sentido anti-horário. Em se tratando da posição de estruturas em escamas marginais e em ossos periferais cuja identidade é desconhecida, (logo a denominação de faces articulares fica impossibilitada), uma descrição topográfica análoga a uma circunferência é preferível. Termos como "cranial", "caudal", "lateral" e "medial" são ambíguos e não se descreve analogamente todas estas escamas e estes ossos.

Sulco. É a impressão da costura no osso. Quando descreve-se a anatomia externa do casco usa-se o termo "costura"; porém, na descrição osteológica utiliza-se o termo "sulco". Por outro lado, um "sulco" é definido como uma estrutura aberta, contrária a "canal", que é uma estrutura fechada.

Sulco do arco [do corpo] da vértebra. Veja *canal vertebral*.

Superfície. Superfície toma um sentido mais geral que "face", determinante de um conjunto anatômico (e.g., superfície ventral da carapaça, superfície dorsal do plastrão). Veja *face*.

Suprapigal. Veja [ossos] *suprapigais*.

Sutura. Termo descritivo para a linha de justaposição entre os ossos em uma articulação imóvel, análogo à costura entre duas escamas. Sua nomenclatura faz-se pela aglutinação em ordem alfabética dos nomes dos ossos envolvidos (ou com o prefixo "inter" no caso de ossos de mesmo nome) seguido do número destes ossos (e.g., sutura periferopectoral III-I, entre o periferal III e o pectoral I; sutura interneural I-II, entre os neurais I e II). No caso de ossos sem numeração, este deverá preceder o que possui numeração (e.g., sutura hioplastropectoral I, entre o hioplastrão e o osso pectoral I; sutura hioplastroperiferal IV, entre o hioplastrão e o osso periferal IV).

No caso do plastrão optou-se pela ordenação anatômica craniocaudal (e.g., sutura hio-hipoplastral, entre o hioplastrão e o hipoplastrão). Embora seja observado um padrão geral nas suturas, variações entre espécies e mesmo entre indivíduos são encontradas. Formam-se assim consoante sua necessidade. Embora suturas sejam estruturas tratadas por Stieve (1949), Becker (1977) e Baumel et al. (1979) como estruturas artrológicas, incluiu-se neste estudo como estrutura osteológica pelo fato de que um estudo artrológico foge do objetivo deste trabalho, embora seja utilizado em descrições osteológicas.

Tubérculo. As vertebrais e as costais podem possuir um tubérculo. Na verdade existe um espessamento ósseo subjacente ao espessamento córneo, tendo relação direta com a escama e a protoescama, e não com os neurais e/ou pleurais subjacentes. O tubérculo independe da existência de crista.

Umeral. Veja [escama] *umeral*.

Ventral [Plantar]. Tem a conotação de direção; em direção ao ventre. Em se tratando das mãos e pés, o termo "plantar", equivalente a "ventral", é preferível (vide Baumel et al., 1979:xiii, para maiores esclarecimentos).

Vértebra. Cada vértebra é composta por duas regiões distintas: o arco, dorsal, e o corpo, ventral. Podemos diferenciar regiões na coluna vertebral onde observam-se diferenciações nas vértebras: vértebras cervicais, vértebras truncais, vértebras sacrais e vértebras caudais. Veja *vértebras truncais*.

Vertebral. Veja [escamas] *vertebrais*.

Vértebras truncais. Em quelônios não há diferenciação entre tórax e abdômen, e em pleurodiras ocorrem cerca de onze vértebras pós-cervicais e

pré-sacrais (Boulenger, 1889). Baur (1888) e Boulenger (1889) observam que as verdadeiras vértebras sacrais e mesmo a última vértebra pré-sacral estão "caudalizadas". Preferiu-se o termo "truncal" em detrimento de "dorsal" para designar as vértebras pós-cervicais e pré-sacrais pois o termo "dorsal" é iminentemente direcional e ambíguo (e.g., superfície dorsal do pescoço). O arco da vértebra é sinostosoado com um osso dérmico especial (osso neural) por meio da lâmina dorsal e o corpo, ventral, pode ser prismático. O arco das vértebras truncais mais craniais sutura-se com o seu respectivo corpo caudalmente (na face articular corporal), com o capitulo da respectiva costela lateralmente (na face articular capitular costal) e cranialmente com o corpo da vértebra imediatamente cranial (na face articular corporal craniovertebral). O corpo, por sua vez, sutura-se com seu respectivo arco e capitulo da costela cranialmente (na face articular arcual e na face articular capitular costal, respectivamente) e caudalmente com o arco e o capitulo da costela relacionados à vértebra imediatamente caudal (na face articular arcual caudovertebral e na face articular capitular caudocostal, respectivamente). Quanto mais caudal for a vértebra truncal, mais ela toma a forma típica, ou seja, cada arco ventralmente suturado apenas com seu corpo. "Corpo" é o termo utilizado nas nomenclaturas anatômicas humana, veterinária e aviana, Romer (1956), todavia, utilizou o termo "centrum" (centro).

Xifiplastrão. Osso par caudal ao hipoplastrão. Toma parte totalmente na formação do lobo caudal do plastrão. É no xifiplastrão que a pelve de pleurodiras sutura-se por meio das faces articulares isquiádica e púbica.

Zigapófise. Veja *processo articular caudal da vértebra*.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGASSIZ, L., 1857. North American Testudinata. *Contributions to the Natural History of The United States of America*, Boston, 1(2):233-452.
- AMBROSETTI, J.B., 1893. Contribucion al estudio de las tortugas fluviales oligocenas de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, Buenos Aires, 14:489-499.
- AMEGHINO, F., 1882. Catálogo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontología de Florentino Ameghino, Partido de Mercedes. Anexo A. P. 035-042. In: *Catálogo de la sección de la provincia de Buenos Aires (República Argentina), en la Exposición Continental Sudamericana*. Buenos Aires. (Non vidi, fide Mones, 1986.) 1915, apud: TORCELLI, A.J., Catálogo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontología, presentadas a la exposición continental sudamericana de 1882. P. 005-016. *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino. Volume IV. Zoología matemática*. La Plata.
- AMEGHINO, F., 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones)*. Imp. La Libertad, La Plata. 13 p. (Non vidi, fide Mones, 1986.) 1921, apud: TORCELLI, A.J., *Sinopsis geológicopaleontológica de la Argentina*. P. 485-734, 104 fig. *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino. Volume XII. Primera sinopsis geológicopaleontológica*. La Plata. 773 p.
- ANDREWS, C.W., 1901. Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt. Part II. *The Geological Magazine (New Series)*, London, 8(10):436-444, 4 fig.
- ANDREWS, C.W., 1903. On some pleurodiran chelonians from the Eocene of the Fayûm, Egypt. *The Annals and Magazine of Natural History (7th Series)*, London, 11(14):115-122, 2 pl.
- ANDREWS, C.W., 1906. *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt*. Trustees of the British Museum (Natural History), London. xxxvii+324 p., 97 fig., 26 pl.
- ARCHER, M. & WADE, M., 1976. Results of the Ray E. Lemley Expeditions. Part 1. The Allingham Formation and a new Pliocene vertebrate fauna from northern Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, Brisbane, 17(3):379-397, 5 fig., 1 tab., 5 pl.
- AUFFENBERG, W., 1981. The fossil turtles of Olduvai Gorge, Tanzania, Africa. *Copeia*, Washington, 1981(3):511-522, 7 fig., 3 tab.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. de, 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geologica Lilloana*, Tucumán, 14:149-232.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. de, 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. P. 029-054, 7 fig. In: DUELLMANN, W.E., *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Monograph of the Museum of Natural History, number 7, The University of Kansas. 485 p.
- BÁEZ, A.M. & YANÉ, G.J.S., 1979. Late cenozoic environmental changes in temperate Argentina. P. 141-156, 3 fig. In: DUELLMANN, W.E., *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Monograph of the Museum of Natural History, number 7, The University of Kansas. 485 p.
- BARTH, R., 1958. A fauna do Parque Nacional do Itatiaia. *Boletim, Parque Nacional do Itatiaia*, Itatiaia, 6:vi+149, 39 fig.
- BARTHOLOMEW, J.C.; CHRISTIE, J.H.; EWINGTON, A.; GEELAN, P.J.M.; LEWIS, H.A.G.; MIDDLETON, P. & WINKLEMAN, B. [eds.], 1987. *The Times atlas of the world. Comprehensive edition*. Times Books, John Bartholomew & Son Limited, London. xlvii+228 p., 123 pl.
- BAUMEL, J.J.; KING, A.S.; LUCAS, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], 1979. *Nomina anatomica avium*. Academic Press, London. xxvi+637 p.
- BAUR, G., 1887. Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung II. *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 244:101.
- BAUR, G., 1888. Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung III. *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 285:001-007.
- BAUR, G., 1893. Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. *Proceedings of the American Philosophical Society*, Philadelphia, 31:210-225.
- BECKER, I. [coord.], 1977. *Nomenclatura anatômica da língua portuguesa. Comissão Luso-Brasileira de Nomenclatura Morfológica*, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. xvi+154 p.
- BELL, T., 1828a. On *Hydraspis*, a new genus of freshwater tortoises, of the family Emydidae. *Zoological Journal*, London, 3(12):511-513.
- BELL, T., 1828b. Characters of the order, families and genera of the Testudinata. *Zoological Journal*, London, 3(12):513-516.
- BERGOUNIOUX, F.-M., 1935. Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine.

- Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)*, Paris, 25:001-214, 44 fig., 3 tab., 16 pl.
- BERGOUNIOUX, F.-M., 1955. La famille des eusarkiids. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences (Série 2)*, Paris, 240(13):1455-1457.
- BOCQUENTIN, J., 1988. On the turtle *Chelus lewisi* (Testudinata, Pleurodira). *Journal of Herpetology*, Cincinnati, 22(3):341-342. (Non vidi, fide Villanueva & Santos, 1989.)
- BOCQUENTIN, J. & RANCY, A., 1987. Presença de *Chelus lewisi* Wood, 1976 (Testudinata, Pleurodira) no Neógeno do estado do Acre, Brasil. *Memórias del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Santa Cruz, 1987, Santa Cruz, 1:566-573. (Non vidi, fide Villanueva & Santos, 1989.)
- BOHLS, J., 1895. Bemerkung zur Eintheilung der Chelydidae. *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 18(468):051-053.
- BOJANUS, L.H., 1819. *Anatome testudinis europaeae*. Typographi Universitatis, Vilnae. vi+179 p., 30 pl. (Non vidi, fide Gans et al., 1970). 1970, apud: GANS, C.; DAREVSKY, I.S.; ADLER, K. & SNYDER, D.H. [eds.], *Anatome testudinis europaeae*, An anatomy of the turtle by L.H. Bojanus. *Facsimile reprints in herpetology*, Number 26. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Athens. vi+179 p., 30 pl.
- BONAPARTE, C.L., 1838. *Cheloniorum tabula analytica*. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin, 4(1):136-142.
- BOULENGER, G.A., 1888. On the characters of the chelonian families Pelomedusidae and Chelydidae. *The Annals and Magazine of Natural History (6th Series)*, London, 1(5):346-347.
- BOULENGER, G.A., 1889. *Catalogue of the chelonians, rhynchocephalians, and crocodiles in the British Museum (Natural History)*. Trustees of the British Museum, London. x+311 p., 73 fig., 6 pl.
- BOULENGER, G.A., 1897. Description of a new tortoise of the genus *Sternotherus*. *Proceedings of the Zoological Society*, London, 1897:919, 1 pl.
- BOUR, R., 1973. Contribution à la connaissance de *Phrynops nasutus* (Schweigger, 1812) et *Phrynops tuberculatus* (Luederwaldt, 1926). Description d'une nouvelle sous-espèce originaire du Paraguay, *Phrynops tuberculatus vanderhaegei* (Testudinata - Pleurodira - Chelidae). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, Paris, 98(1):175-190, 3 fig., 2 tab., 1 pl.
- BOUR, R., 1982. *Pelomedusa subrufa* (Lacépède, 1788), *Pelusios subniger* (Lacépède, 1788) (Reptilia, Chelonii) et le séjour de Philibert Commerson à Madagascar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (4^{ème} Série)* (Zoologie, Biologie, Ecologie Animaux), Paris, 4(3-4):531-539, 3 pl.
- BOUR, R., 1985. Les tortues terrestre géantes des îles de l'océan Indien occidental: données géographiques, taxinomiques et phylogénétiques. *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:017-076, 19 fig., 11 tab., 7 map.
- BOUR, R. & DUBOIS, A., 1985. Nomenclature ordinale et familiale des tortues (Reptilia). *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:077-086.
- BOUR, R. & PAULER, I., 1987. Identité de *Phrynops vanderhaegei* Bour, 1973, et des especes affines (Reptilia - Chelonii - Chelidae). *Mesogee*, Marseille, 47:003-023, 8 fig., 3 pl.
- BRAVARD, A., 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios, de las cercanías del Paraná*. El Nacional Argentino, Buenos Aires. (Non vidi, fide Burmeister, 1885.) 1885, apud: BURMEISTER, H.G., *Monografía de los terrenos marinos terciarios, de las cercanías del Paraná*. *Anales del Museo Nacional*, Buenos Aires, 3(14):044-094.
- BRITO, I.M. & RIBEIRO, F.A.M., 1975. Ocorrência de Lepidoptera nos folhelhos de Tremembé e algumas considerações sobre a bacia geológica do Paraíba, estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 47(1):105-111, 3 est.
- BROADLEY, D.G., 1981. A review of the genus *Pelusios* Wagler in southern Africa (Pleurodira, Pelomedusidae). *Occasional Papers of the National Museums of Rhodesia (B, Natural Sciences)*, Bulawayo, 6(9):633-686, 16 fig.
- BROIN, F. de, 1969. Sur la presence d'une tortue, *Pelusios sinuatus* (A. Smith) au Villafranchien inférieur du Tchad. *Bulletin de la Société Géologique de France (7^{ème} Série)*, Paris, 11(6):909-916, 9 fig., 1 pl.
- BROIN, F. de, 1971. Une espèce nouvelle de tortue pleurodire (?*Roxochelys vilavilensis* n. sp.) dans le Crétacé Supérieur de Bolivie. *Bulletin de la Société Géologique de France (7^{ème} Série)*, Paris, 13(3-4):445-452, 2 pl.
- BROIN, F. de, 1977. Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Nouvelle Série, Série C, Sciences de la Terre)*, Paris, 38:x+366, 115 fig., 38 pl.
- BROIN, F. de, 1979. Chéloniens du Miocène et du Plio-Pléistocène d'Afrique orientale. *Bulletin de la Société Géologique de France (7^{ème} Série)*, Paris, 21(3):323-327.
- BROIN, F. de, 1980. Les tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger); aperçu sur la paléobiogéographie des Pelomedusidae (Pleurodira). *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)*, Paris, 139:039-046, 3 fig.

- BROIN, F. de, 1985. Rôle des tortues comme indicateurs de climat. *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:099-103.
- BROIN, F. de, 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagónia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales (Paleontologia)*, Buenos Aires, 3(3):131-139, 1 pl.
- BROIN, F. de, 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 2(5):103-142, 9 fig.
- BROOKER, M. & WOMBEY, J., 1986. Some observations on the herpetofauna of the Macquarie Marshes region, NSW, with special reference to Chelidae. *Australian Zoologist*, Mosman, 23(1):001-004, 2 fig., 1 ap.
- BRONGNIART, A., 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. *Bulletin des Sciences de la Société Philomathique*, Paris, 35:081-082. (Non vidi, fide Bour & Dubois, 1985.)
- BRUGUIÈRE, J.G., 1792. Description d'une nouvelle espèce de tortue de Cayenne. *Journale d'Histoire Naturelle*, Paris, 1(7):253-261.
- BURBIDGE, A.A., 1981. The ecology of the Western Swamp Tortoise *Pseudemys umbrina* (Testudines: Chelidae). *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 8(5):203-223, 2 fig., 10 tab.
- BURBIDGE, A.A., 1983. A very rare Australian. The Western Swamp tortoise. *Australian Natural History*, Sydney, 21 (1):014-017.
- BURBIDGE, A.A.; KIRSCH, J.A.W. & MAIN, A.R., 1974. Relationships within the Chelidae (Testudines: Pleurodira) of Australia and New Guinea. *Copeia*, Washington, 1974(2):392-409, 12 fig., 4 tab.
- BURKE, A.C.; GAFFNEY, E.S. & RICH, T.H., 1983. Miocene turtles from Lake Tarkarooloo, South Australia. *Alcheringa*, 7(2):151-154, 2 fig.
- BURMEISTER, H.G., 1885. Exámen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional*, Buenos Aires, 3(14):095-173, 2 est.
- CABRERA, N.R.; HARO, J.G. & MONGUILLOT, J.C., 1986. Presencia de *Hydromedusa tectifera* y *Phrynops hilarii* (Testudines: Chelidae) en la provincia de Córdoba, Argentina. *Academia Nacional de Ciencias (Miscelanea)*, Córdoba, 73:003-009, 1 fig., 1 ap.
- CALLEN, R.A. & TEDFORD, R.H., 1976. New late Cainozoic rock units and depositional environments, Lake Frome area, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, Adelaide, 100:125-168.
- CAMPBELL, K.E., Jr. (MS). Late Pleistocene and Early Holocene hydrologic change in Amazonia. In: *Amazonia: a dynamic habitat - past, present and future*.
- CAMPOS, D. de A. & BROIN, F. de, 1981. Tartarugas fósseis do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 53(1):210-211.
- CANN, J., 1978. *Tortoises of Australia*. Angus and Robertson, Sydney. 79 p.
- CARROL, R.L., 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and Company, New York. xiv+698 p.
- CATTOI, N. & FREIBERG, M.A., 1958. Una nueva especie de "Podocnemis" del Cretaceo argentino. *Physis*, Buenos Aires, 21(60):058-066, 1 fig., 1 est.
- CHABANAUD, P., 1935. Contribution à l'osteologie des chéloniens pleuroderes de la famille des pélomédusidés. *Faune des Colonies Françaises*, Paris, 5(5):271-308, 76fig.
- CHAPMAN, F., 1919. On a fossil tortoise in ironstone from Carapook, near Carteston. *Proceedings of the Royal Society (New Series)*, Victoria, 32(1):011-013, 1 pl.
- CHESSMAN, B.C., 1983. A note on aestivation in the Snake-Necked Turtle *Chelodina longicollis* (Shaw) (Testudines: Chelidae). *Herpetofauna*, 14:096-097. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- CHESSMAN, B.C., 1984. Food of the Snake-Necked Turtle, *Chelodina longicollis* (Shaw) (Testudines: Chelidae), in the Murray Valley, Victoria and New South Wales. *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 11:573-578. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- CHESSMAN, B.C., 1986. Diet of the Murray Turtle *Emydura macquarri* (Gray) (Testudines: Chelidae). *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 13 (1):065-069, 1 fig., 2 tab.
- CHESSMAN, B.C., 1988. Habitat preferences of freshwater turtles in the Murray Valley, Victoria and New South Wales. *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 15(5):485-491, 1 fig., 4 tab.
- COGGER, H.G., 1982. *Reptiles and Amphibians of Australia*. Revised edition. A.H. & A.W., Reed Pty Ltda., Sydney. 608 p.
- COLLINS, R.L. & LYNN, G., 1936. Fossil turtles from Maryland. *Proceedings of the American Philosophical Society*, Philadelphia, 76(2):151-173, 1 fig., 4 pl.
- COPE, E.D., 1864. On the limits and relations of the Raniformes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 1864:181-183.

- COPE, E.D., 1865. Third contribution to the herpetology of Tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 1865:185-198.
- COPE, E.D., 1868a. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Equador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 20:096-140.
- COPE, E.D., 1868b. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 20:242-300.
- COPE, E.D., 1969. Synopsis of the extinct Reptilia found in the Mesozoic and Tertiary strata of New Jersey. P. 733-738. In: COOK, G.H., *Geology of New Jersey*. New Jersey Geological Survey.
- COSTA, J.C. da, 1940. Um novo quelônio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 62:005-030, 2 fig., 6 est.
- COSTA, J.C. da, 1958. Novos metatipos para o gênero *Rosasia* (Testudinata, Pelomedusidae). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 62:005-030, 2 fig., 6 est.
- COSTACURTA, L. [trad.], 1985. Os tecidos de suporte - o esqueleto. P. 129-191. In: ROMER, A.S. & PARSONS, T.S., *Anatomia comparada dos vertebrados*. Edição brasileira. Atheneu Editora São Paulo Ltda., São Paulo. 559 p., 435 fig., 4 tab.
- CUVIER, G.L.C.F.D., 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Tome II. Deterville Libraire, Paris. xviii+532 p.
- CUVIER, G.L.C.F.D., 1829. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Tome II. Nouvelle édition, revue et augmentée. Deterville Libraire, Paris. xvi+406 p.
- DARLINGTON, P.J., 1957. *Zoogeography: the geological distribution of animals*. J. Wiley and Sons, New York. 675 p., 80 fig.
- DERR, J.N.; BICKHAM, J.W.; GREENBAUM, I.F.; RHODIN, A.G. J. & MITTERMEIER, R.A., 1987. Biochemical systematics and evolution in the South American turtle genus *Platemys* (Pleurodira: Chelidae). *Copeia*, Washington, 1987(2):370-375, 1 fig., 4 tab.
- DIESING, C.M., 1840. Neue Gattungen von Binnenwürmern nebst einem Nachtrage zur Monographie der Amphistomen. *Annalen der Wiener Museum für Naturgeschichte*, Wien, 2:219-242, 6 Taf. (Non vide, fide Bour & Pauler, 1987.)
- DUMÉRIL, A.-M.-C., 1806a. *Zoologie analytique, ou methode naturelle de classification des animaux, rendue plus facile à l'aide de tableaux synoptiques*. Allais Librairie, Paris. xxiv+344 p. (Non vidi, fide Zug, 1977.)
- DUMÉRIL, A.-M.-C., 1806b. *Analytische Zoologie. Aus dem Französischen, mit Zusätzen von L.F. Frozlep*. Verlag des Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar. (Non vide, fide Zug, 1977.)
- DUMÉRIL, A.-M.-C. & BIBRON, G., 1835. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Tome second. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. ii+680 p.
- ERNST, C.H., 1983. Geographic variation in the neotropical turtle, *P. platycephala*. *Journal of Herpetology*, Cincinnati, 17:345-355, 2 fig., 4 tab.
- ERNST, C.H. & LOVICH, J.E., 1989. Variation in the plastral formulae of selected turtles with comments on taxonomic utility. *Copeia*, Washington, 1989(2):304-318, 1 fig, 8 tab.
- ESTES, P., 1984. Fish, amphibians and reptiles from Etadunna Formation, Miocene of South Australia. *The Australian Zoologist*, Sydney, 21(4):335-343, 2 fig.
- ETHERIDGE, R., 1878. *A catalogue of Australian fossils (including Tasmania and the island of Timor), stratigraphically and zoologically arranged*. The University Press, Cambridge. viii+232 p. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- ETHERIDGE, R., 1889. On the occurrence of the genus *Meiolania* in the Pliocene Deep Lead at Canadian, near Gulgong. *Record of the Geological Survey of New South Wales*, Sydney, 1:149-152. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- ETHERIDGE, R., 1894. Vertebrate remains from the Warburton or Diamantina River. *Annals and Reports of the Government Geologists of South Australia*, p. 019-022. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- FITZINGER, L.J.F.J., 1826. *Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des K.K. zoologischen Museums zu Wien*. J.G. Heubner Verlag, Wien. viii+66 S., 1 Taf.
- FRAILEY, C.D.; LAVINA, E.L.; RANCY, A. & SOUZA-FILHO, J.P. de, 1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica*, Manaus, 18(3-4):119-143, 11 fig.
- FREIBERG, M.A., 1938. Catálogo sistemático y descriptivo de las tortugas argentinas. *Memorias del Museo de Entre Rios*, Parana, 9:001-023, 9 fig., 8 est.
- FREIBERG, M.A., 1940. Una nueva especie de tortuga para la fauna argentina. *Memorias del Museo de Entre Rios*, Parana,

- 12:001-005, 1 fig., 1 est.
- FREIBERG, M.A., 1945. Una nueva especie de tortuga del genero "*Platemys*". *Physis*, Buenos Aires, 20:112-115, 1 fig., 1 est.
- FREIBERG, M.A., 1947. El alotipo de la tortuga "*Platemys pallidipectoris*" Freiberg. *Physis*, Buenos Aires, 20:112-115, 1 fig.
- FREIBERG, M.A., 1970. Validez especifica de "*Phrynops hilarii*" (D. & B.) (Testudines, Chelidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales (Ciencias Zoológicas)*, Buenos Aires, 10(13):189-197, 4 fig.
- FREIBERG, M.A., 1971. *El mundo de las tortugas*. Editorial Albatros, Buenos Aires. 143 p., 68 fig.
- FRÓES, O.M., 1957. Notas queloniológicas. I - Atualização da nomenclatura dos quelônios brasileiros. *Iheringia (Zoologia)*, Porto Alegre, 2:001-024.
- FRY, D.B., 1915. Herpetological notes. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, Brisbane, 27(1):061-095, 7 fig., 4 pl.
- FUENTE, M.S. de la, 1985. Un Chelidae del Huayqueriense (Mioceno tardío) de los alrededores de San Rafael, provincia de Mendoza, República Argentina. P. 006. In: *Segundas Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes*. La Plata.
- FUENTE, M.S. de la, 1986. Un quelido Montehermosense (Plioceno Temprano-Medio) en las proximidades de Cosquin, provincia de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 23(1-2):065-074, 1 fig., 2 est.
- FUENTE, M.S. de la & LEDESMA, A., 1985. Presencia de *Platemys* sp., en sedimentos del Neógeno de la provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 2(4):091. (Non vidi, fide Gasparini et al., 1985, et Broin, 1988.)
- GAFFNEY, E.S., 1972. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates*, New York, 2486:001-033, 21 fig.
- GAFFNEY, E.S., 1975a. A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates*, New York, 2571:001-024, 19 fig., 1 tab.
- GAFFNEY, E.S., 1975b. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 155(5):487-436, 27 fig., 5 tab.
- GAFFNEY, E.S., 1977. The side-necked turtle Family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates*, New York, 2620:001-028, 10 fig., 3 tab.
- GAFFNEY, E.S., 1979a. Fossil chelid turtles of Australia. *American Museum Novitates*, New York, 2681:001-023, 17 fig.
- GAFFNEY, E.S., 1979b. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 164(2):064-164, 273 fig.
- GAFFNEY, E.S., 1981. A review of the fossil turtles of Australia. *American Museum Novitates*, New York, 2720:001-038, 20 fig.
- GAFFNEY, E.S., 1986. Triassic and Early Jurassic turtles. P. 183-187, 3 fig., 1 tab. In: PADIAN, K., *The beginning of the Age of Dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge. xii+378 p.
- GAFFNEY, E.S., 1988. A cladogram of the pleurodiran turtles. *Acta Zoologica Cracoviana*, Kraków, 31(5):487-492, 1 fig.
- GAFFNEY, E.S.; ARCHER, M. & WHITE, A., 1989. Chelid turtles from the Miocene Freshwater Limestones of Riversleigh Station, Northwestern Queensland, Australia. *American Museum Novitates*, New York, 2959:001-010, 3 fig.
- GAFFNEY, E.S. & MEYLAN, P.A., 1988. A phylogeny of turtles. P. 157-219, 13 fig. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1. Amphibians, reptiles, birds*. Systematics Association Special Volume number 35. Clarendon Press, The Systematics Association, Oxford.
- GAFFNEY, E.S. & MEYLAN, P.A., 1991. Primitive pelomedusid turtle. P. 335-339. In: MAISEY, J.G., *Santana fossils: an illustrated atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City. 459 p.
- GAFFNEY, E.S. & ZANGERL, R., 1968. A revision of the chelonian genus *Bothremys* (Pleurodira: Pelomedusidae). *Fieldiana (Geology)*, Chicago, 16(7):193-239, 22 fig.
- GASPARINI, Z.B. de & BÁEZ, A.M., 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Tucumán, 2:377-415.
- GASPARINI, Z.B. de; FUENTE, M. de la & DONADÍO, O., 1985. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *Actas del Cuarto Congreso Argentino de Paleontología e Bioestratigrafía*, Mendoza, 2:119-130.
- GEORGES, A., 1982. Diet of the Australian Freshwater turtle *Emydura krefftii* (Chelonia: Chelidae), in a unproductive lentic environment. *Copeia*, Washington, 1982(2):331-336, 3 fig., 1 tab.
- GEORGES, A.; NORRIS, R.H. & WENSING, L., 1986. Diet of the freshwater turtle *Chelodina longicollis* (Testudines:

- Chelidae) from the coastal dune lakes of the Jarvis Bay Territory. *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 13(2):301-308, 1 fig., 2 tab.
- GIBBONS, J.W., 1970. Terrestrial activity and the population dynamics of aquatic turtles. *American Midland Naturalist*, Notre Dame, 83:404-414. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- GIBBONS, J.W., 1986. Movement patterns among turtle populations: applicability to management of the desert tortoise. *Herpetologica*, Chicago, 42:104-113. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- GOELDI, E.A., 1906. Chelonios do Brazil (Jabotys - Kagados - Tartarugas). *Boletim do Museu Goeldi*, Belém, 4:699-756.
- GOODE, J., 1965a. Freshwater tortoises in Victoria. *The Victorian Naturalist*, Melbourne, 82(6):169-175, 7 fig.
- GOODE, J., 1965b. Nesting behaviour of freshwater tortoises in Victoria. *The Victorian Naturalist*, Melbourne, 82:218-222.
- GOODE, J., 1967. *Freshwater tortoises of Australia and New Guinea (in the Family Chelidae)*. Lansdowne Press, Melbourne. 154 p.
- GORTER, J.D. & NICOLL, R.S., 1978. Reptilian fossils from Windjana Gorge, Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, Perth, 60:097-104. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- GRAY, J.E., 1825. A synopsis of the genera of reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy (New Series)*, London, 10:193-217.
- GRAY, J.E., 1831. A synopsis of the species of the Class Reptilia. P. 001-110. In: CUVIER, G.L.C.F.D., *The animal kingdom arranged in conformity with its organization*. Tome IX. Whittaker, Treacher, and Co., London. 481 p.
- GRAY, J.E., 1844. *Catalogue of the tortoises, crocodiles, and amphisbaenians, in the collection of the British Museum*. Trustees of the British Museum, London. viii+80 p.
- GRAY, J.E., 1855. *Catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I. Testudinata (tortoises)*. London, British Museum. 82 p., 42 pl., 1 ap.
- GRAY, J.E., 1863. On the species of *Chelymys* from Australia, with the description of a new species. *The Annals and Magazine of Natural History (3rd Series)*, London, 12(68):098-099.
- GRAY, J.E., 1864a. On the genera of Chelydidae and the characters furnished by the study of their skulls. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1864:128-135, 3 fig.
- GRAY, J.E., 1864b. Note on *Sternothaerus adansonii* from West Africa. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1864:296-297, 1 pl.
- GRAY, J.E., 1867. Description of a new Australian tortoise (*Elseya latisternum*). *The Annals and Magazine of Natural History (3rd Series)*, London, 20(115):043-045.
- GRAY, J.E., 1868. Notice of *Hydraspis gordonii*, a new species from Trinidad, living in the gardens of the Society. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1868:563-564, 1 pl.
- GRAY, J.E., 1870. *Supplement to the catalogue of shield reptiles of the British Museum. Part I. Testudinata (tortoises)*. London, British Museum. x+120 p., 40 fig.
- GRAY, J.E., 1871. On *Euchelymys*, a new genus and two new species of Australian freshwater tortoises. *The Annals and Magazine of Natural History (4th Series)*, London, 8(44):117-118.
- GRAY, J.E., 1872a. On the genus *Chelymys* and its allies from Australia. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1872:504-514, 5 fig., 3 pl.
- GRAY, J.E., 1872b. *Appendix to the catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I. Testudinata (tortoises)*. London, British Museum. 28 p.
- GRAY, J.E., 1873a. On the original form, development and cohesion of the bones of the sternum of chelonians, with notes on the skeleton of *Sphargis*. *The Annals and Magazine of Natural History (4th Series)*, London, 11:161-172.
- GRAY, J.E., 1873b. Observations on chelonians, with descriptions of new genera and species. *The Annals and Magazine of Natural History (4th Series)*, London, 11:289-308.
- GRIGG, G.C.; JOHANSEN, K.; HARLOW, P.; BEARD, L.A. & TAPLIN, L.E., 1986. Facultative aestivation in a tropical freshwater turtle *Chelodina rugosa*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, London, 83A:321-323. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- GROOMBRIDGE, B. & WRIGHT, L., 1982 [coord.]. *The IUCN Amphibia-Reptilia red data book. Part I. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland. xlv+426 p.
- GUEDES, M. & CARAMASCHI, U., 1989. Ocorrência de *Acanthochelys radiolata* (Chelonia: Chelidae) nas ilhas de Cabo Frio e Santana, RJ. P. 076-077. In: CHRISTOFFERSEN, M.L. & AMORIM, D.S. [eds.], *XVI Congresso Brasileiro de Zoologia*. 22 a 27 de janeiro de 1989. Resumos. Sociedade Brasileira de Zoologia, Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB, João Pessoa.

- GÜNTHER, A.C.L.G., 1865. Reptilia. P. 099-132. In: GÜNTHER, A.C.L.G., *The record of zoological literature. 1864. Volume first.* viii+634 pp.
- GÜNTHER, A.C.L.G., 1882. Observations on some rare reptiles and a batrachian now or lately living in the Society's menagerie. *Transactions of the Zoological Society*, London, 12:215-222, 5 pl.
- GÜNTHER, A.C.L.G., 1884. Contribution to our knowledge of *Hydromedusa*, a genus of South-American freshwater turtles. *The Annals and Magazine of Natural History (5th Series)*, London, 14(84):421-425, 1 pl.
- HAFFER, J., 1979. Quaternary biogeography of Tropical Lowland South America. P. 107-140, 11 fig. In: DUELLMANN, W.E., *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal.* Monograph of the Museum of Natural History, number 7, The University of Kansas. 485 p.
- HARRINGTON, K.H., 1933. Breeding habits of *Chelodina longicollis*. *South Australian Naturalist*, Adelaide, 15:025-027. (Non vidi, fide Vestjens, 1969.)
- HAY, O.P., 1908. *The fossil turtles of North America.* Carnegie Institution of Washington Publications, Washington. 568 p., 704 fig., 113 pl.
- HAY, O.P., 1922. On the phylogeny of the shell of the Testudinata and the relationships of *Dermochelys*. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 36(3):420-445, 1 fig., 2 pl.
- HENSEL, R., 1868. Beiträge zur Kenntniss der Wirbelthiere Südbrasilens. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin, 1868(1):323-375.
- HEWITT, J., 1931. Descriptions of some African tortoises. *Annals of the Natal Museum*, London, 6(3):461-506, 5 fig., 3 pl.
- HEWITT, J., 1935. Some new forms of batrachians and reptiles from South Africa. *Records of the Albany Museum*, Grahamstown, 4(2):283-357, 10 pl.
- HIROOKA, S.S., 1991. A primeira etapa de um estudo de assembléia fóssil da gruta do Curupira, município de Rosário Oeste, Mato Grosso, Brasil. P. 079. In: *XII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. São Paulo, 08 a 15 de dezembro de 1991. *Boletim de resumos*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 125 p.
- HOFFSTETTER, R., 1970. Vertebrados cenozoicos de Colombia. *Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología*, Caracas, 1968, Caracas, 2:931-954, 2 map.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.-P., 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. P. 201-310, 82 fig. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. d'A. & PARSONS, T.S., *Biology of the Reptilia, Volume 1, Morphology* A. Academic Press, London and New York. xvi+373 p.
- HOGUE, A.R., 1952. Contribuição ao conhecimento dos Testudinata do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, São Paulo, 24(2):173-178. (Non vidi, fide Pritchard & Trebbau, 1984.)
- HOLMSTROM, W.F., Jr., 1978. Preliminary observations on prey herding in the Matamata turtle, *Chelus fimbriatus* (Reptilia, Testudines, Chelidae). *Journal of Herpetology*, Athens, 12:573-574, 1 fig.
- HOUSTON, B.R., 1967. Economic geology of the city of Brisbane. *Publications, Geological Survey of Queensland*, Brisbane, 324:001-183. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- IANC (International Anatomical Nomenclature Committee), 1966. *Nomina anatomica. Third edition.* Excerpta Medica Foundation, Amsterdam. (Non vidi, fide Baumel et al., 1979.)
- IANC (International Anatomical Nomenclature Committee), 1977. *Nomina anatomica. Fourth edition.* Excerpta Medica Foundation, Amsterdam. (Non vidi, fide Baumel et al., 1979.)
- ICVAN (International Committee on Veterinary Anatomical Nomenclature), 1973. *Nomina anatomica veterinaria. Second edition.* International Committee on Veterinary Anatomical Nomenclature, Vienna.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), 1985. *Code international de nomenclature zoologique. Troisième édition. International code of zoological nomenclature. Third edition.* International Trust for Zoological Nomenclature, British Museum (Natural History), University of California Press, London, Berkeley and Los Angeles. xx+338 p.
- IVERSON, J.B., 1986. *A checklist with distribution maps of the turtles of the world.* Earlham College, Richmond. viii+283 p.
- JEANNEL, R., 1942. *La genèse des faunes terrestres.* Presses de l'Université de France, Paris. 514 p. (Non vidi, fide Laurent, 1979.)
- JIMÉNEZ-FUENTES, E., 1970. Sobre un nuevo hallazgo de *Stereogenys salmanticensis*, Jim. *Studia Geologica Salmantica*, Salamanca, 1:073-086.
- JONES, O.A., 1926. The Tertiary deposits of the Moreton District, southeastern Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, Brisbane, 38:023-046. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- KANBERG, H. von, 1926. *Mesoclemmys gibba* Schw., eine seltene brasilianische Schlagenhalsschildkröte. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum*, Berlin, 12(2):337-338.
- KASPER, A., 1903. Ueber den Atlas und Epistropheus ben den pleurodiren Schildkröten. *Arbeiten aus dem*

- Zoologischen Instituten der Universität Wien, Wien, 14:137-172. (Non vidi, fide Gaffney, 1979a.)
- KENNETT, J.P., 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research*, Richmond, 82(27):3843-3865, 13 fig.
- KENNETT, R.M. & GEORGES, A., 1990. Habitat utilization and its relationship to growth and reproduction of the Eastern Long-Necked turtle, *Chelodina longicollis* (Testudinata: Chelidae) from Australia. *Herpetologica*, Chicago, 40(1):023-033, 5 fig., 1 tab.
- KISCHLAT, E.-E. (MS). *Proposição de uma nomenclatura anatômica para o casco de quelônios, baseada em pleurodiras, em especial quelíidas.* (Em preparação.)
- KISCHLAT, E.-E. & AZEVEDO, S.A.K. de. Sobre novos restos de quelônios podocnemíidas do grupo Bauru, estado de São Paulo, Brasil. In: XII Congresso Brasileiro de Paleontologia. São Paulo, 08 a 15 de dezembro de 1991. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. (No prelo.)
- KISCHLAT, E.-E. & CAMPOS, D. de A., 1990. Some osteological aspects of *Araripemys barretoii* Price, 1973 (Chelonii, Pleurodira, Araripemydidae). P. 387-395, 5 est. In: CAMPOS, D. de A.; VIANA, M.S.S.; BRITO, P.M. & BEURLEN, G.B., I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste. Atas. 14 a 16 de junho de 1990, Crato, Ceará. g+404 p.
- KREFFT, J.L.G., 1871. Australian vertebrata, (fossil and recent), representing all the genera known up to the present time. P. 699-780. In: *The industrial progress of New South Wales, being a report of the Intercolonial Exhibition of 1870 at Sydney.* (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- LATREILLE, P.A., 1800. *Histoire naturelle des salamandres de France, précédée d'un tableau méthodique des autres reptiles indigènes.* Villier, Paris. xlvii+58 p., 6 pl. (Non vidi, fide Bour & Dubois, 1985.)
- LAURENT, R.F., 1956. Contribution à l'herpétologie de la région des Grands Lacs de l'Afrique Centrale. I. Généralités. II. Cheloniens. III. Ophiidiens. *Annales du Muséum du Congo Belge (Sciences Zoologiques)*, Tervuren, 48:001-390, 50 fig., 31 pl.
- LAURENT, R.F., 1979. Herpetofaunal relationships between Africa and South America. P. 055-071, 1 fig. In: DUELLMANN, W.E., *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal.* Monograph of the Museum of Natural History, number 7, The University of Kansas. 485 p.
- LEGLER, J.M., 1976. Feeding habits of some Australian short-necked tortoises. *The Victorian Naturalist*, Melbourne, 93:040-043. (Non vidi, fide Chessman, 1986.)
- LEGLER, J.M., 1978. Observations on behaviour and ecology in an Australian turtle, *Chelodina expansa* (Testudines: Chelidae). *Canadian Journal of Zoology*, Ottawa, 56:2449-2453, 1 fig.
- LEGLER, J.M., 1981. The taxonomy, distribution, and ecology of Australian freshwater turtles (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Research Reports, National Geographic Society*, Washington, 13:391-404. (Non vidi, fide Kennett & Georges, 1990.)
- LEGLER, J.M., 1985. Australian chelid turtles: reproductive patterns in wide ranging taxa. P. 117-123, 6 fig., 2 tab. In: GRIGG, G.; SHINE, R. & EHLMANN, H. [eds.]. *Biology of Australian frogs and reptiles.* Surrey Beatty & Sons Pty Limited, The Royal Zoological Society of New South Wales, Chipping Norton. xvi+528 p., 12 pl.
- LEGLER, J.M. & CANN, J., 1980. A new genus and species of chelid turtle from Queensland, Australia. *Contributions in Science of the Natural History Museum*, Los Angeles, 324:001-018, 10 fig., 5 tab.
- LEGLER, J.M. & WINOKUR, R.M., 1979. Unusual neck tubercles in an Australian turtle, *Elseya latisternum*. *Herpetologica*, Chicago, 35(4):325-329, 2 fig.
- LESCURE, J. & FRETEY, J., 1975. Étude taxinomique de *Phrynos* (*Batrachemys*) *nasutus* (Schweigger) (Testudinata, Chelidae). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* (3^{ème} Série, Zoologie), Paris, 337(239):1317-1328, 4 fig., 1 tab.
- LINDHOLM, W.A., 1929. Revidiertes verzeichnis der Gattungen der rezenten Schilkröten nebst Notizen zur Nomenklatur einiger Arten. *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 81(11/12):275-295.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Tomus I. Editio X, reformata. Laurentii Salvii, Holmiae. iv+824 p.
- LONGMAN, H.A., 1924. Some Queensland fossil vertebrates. *Memoirs of the Queensland Museum*, Brisbane, 8(1):016-026, 4 pl.
- LONGMAN, H.A., 1929. Paleontological notes. *Memoirs of the Queensland Museum*, Brisbane, 9(3):247-251, 1 pl.
- LUEDERWALDT, H., 1926. Os chelonios brasileiros com a lista das espécies do Museu Paulista. *Revista do Museu Paulista*, São Paulo, 14:403-470, 4 fig.
- LYDEKKER, R.A., 1887. Eocene chelonia from the Salt-Range. *Palaeontologia Indica* (Serie X), Calcutta, 4:059-065, 2 pl.
- LYDEKKER, R.A., 1889. *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British*

- Museum (Natural History). Part III. Trustees British Museum (Natural History), London. xviii+239 p., 53 fig.
- MARSHALL, L.G., 1973. Fossil vertebrates faunas from the Lake Victoria Region, S.W. New South Wales, Australia. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, Melbourne, 34:151-171, 7 fig., 3 tab., 3 pl.
- McBEE, K.; BICKHAM, J.W.; RHODIN, A.G.J. & MITTERMEIER, R.A., 1985. Karyotypic variation in the genus *Platemys* (Testudines, Pleurodira). *Copeia*, Washington, 1985(2):445-449, 2 fig., 1 tab.
- McDIARMID, R.W. & FORSTER, M.S., 1987. Additions to the reptile fauna of Paraguay with notes on a small herpetological collection from Amambay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, Lisse, 22:001-009, 2 fig., 1 tab.
- MEDEM, F., 1960a. Datos zoogeograficos y ecologicos sobre los Crocodylia y Testudinata de los rios Amazonas, Putumayo y Caqueta. *Caldasia*, Bogotá, 8(38):341-351.
- MEDEM, F., 1960b. Informe sobre reptiles colombianos (IV). El primer hallazgo de la tortuga *Phrynops (Batrachemys) nasuta* (Schweigger) en Colombia. *Novedades Colombianas*, Popayan, 1(5):284-290, 2 fig., 2 tabs, 1 map.
- MEDEM, F., 1960c. Informe sobre reptiles colombianos (V). Observaciones sobre la distribucion geografica y ecologia de la tortuga *Phrynops geoffroana* ssp. em Colombia. *Novedades Colombianas*, Popayan, 1(5):291-300, 6 fig., 1 map.
- MEDEM, F., 1966. Contribuciones al conocimiento sobre la ecologia y distribucion geografica de *Phrynops (Batrachemys) dahli* (Testudinata, Pleurodira, Chelidae). *Caldasia*, Bogotá, 9(45):467-489, 7 fig., 1 map.
- MEDEM, F., 1968. Desarrollo de la herpetologia en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales*, Bogotá, 13(50):149-200, 13 est., 3 tab., 1 map.
- MEDEM, F., 1974. El primer hallazgo de la tortuga *Phrynops rufipes* (Spix), en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales*, Bogotá, 14(54):049-066, 8 fig.
- MENDES, J.C., 1982. *Paleontologia geral*. Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., Rio de Janeiro, São Paulo. x+368 p.
- MERREM, B., 1820. *Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen systematis amphibiorum*. Johann Christian Krieger, Marburg. 191 S.
- MERTENS, R., 1967. Bemerkenswerte Süßwasserschildkröten aus Brasilien. *Senckenbergiana Biologica*, Frankfurt am Main, 48(1):071-082, 4 fig.
- MERTENS, R., 1970. Zur Kenntnis von *Phrynops nasutus*. *Senckenbergiana Biologica*, Frankfurt am Main, 51(1/2):017-020, 1 abb.
- MEYLAN, P.A. & GAFFNEY, E.S., 1991. *Araripemys* Price, 1973. P. 326-334. In: MAISEY, J.G., *Santana fossils: an illustrated atlas*, T.F.H. Publications, Neptune City. 459 p.
- MEZZALIRA, S., 1964. Novas ocorrências de vegetais fósseis cenozóicos no estado de São Paulo. *O I.G.G., Instituto Geográfico e Geológico*, São Paulo, 15:073-091. (Non vidi, fide Mezzalira, 1989.)
- MEZZALIRA, S., 1989. *Os fósseis do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Geológico, São Paulo. 142 p., 13 est.
- MITTERMEIER, R.A., 1972. Zoogeography of fossil and living turtles. *Australian Natural History*, Sydney, 1972:265-269.
- MITTERMEIER, R.A.; RHODIN, A.G.J.; MEDEM, F.; SOINI, P.; HOOGMOED, M.S. & ESPINOZA, N.C. de, 1978. Distribution of the South American chelid turtle *Phrynops gibbus*, with observations on habitat and reproduction. *Herpetologica*, Chicago, 34(1):094-100, 1 fig., 2 tab.
- MLYNARSKI, M., 1976. Testudines. P. vi+130, 116 abb. In: KUHN, O. [ed.]. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und New York.
- MOLINA, F. de B., 1989. *Observações sobre a biologia e o comportamento de Phrynops geoffroanus (Schweigger, 1812) em cativo* (Reptilia, Testudines, Chelidae). Dissertação apresentada ao Departamento de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo. 186 p., 86 fig., 2 ap.
- MOLNAR, R.E., 1980. Australian Late Mesozoic terrestrial tetrapods: some implications. *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)*, Paris, 139:131-143. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- MONES, A., 1986. Palaeovertebrata sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de America del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 82:iii+625.
- MONES, A., 1989. *Nomen dubium* vs. *Nomen vanum*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9(2):232-233.
- MOORE, R.C., 1955. *Treatise on invertebrate paleontology. Part E. Archaeocyatha and Porifera*. Geological Society of America, The University of Kansas Press, Lawrence. xviii+122.
- MÜLLER, L., 1937. Über den Panzer einer vermutlich neuen Schildkrötenart aus dem brasilianischen Staate Ceará. *Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde*, Braunschweig, 34(38):609-612, 2 abb.

- MÜLLER, P., 1966. Ein Wiederfund der Roten Kröten-kopf-Schildkröten (*Phrynops rufipes*). *Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift*, Stuttgart, 19:373-374.
- MÜLLER, P., 1968. Zur Verbreitung der Gattung *Hydromedusa* (Testudines, Chelidae) auf den südostbrasilianischen Inseln. *Salamandra*, Frankfurt am Main, 4(1):016-026, 8 abb., 1 tab.
- MURPHY, J.B. & LAMOREAUX, W.E., 1978. Mating behaviour in three Australian chelid turtles (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Herpetologica*, Chicago, 34(4):398-405, 6 fig.
- NOPCSA, F., 1931. Sur des nouveaux restes de tortues du Danien du Midi de la France. *Bulletin de la Société Géologique de France (5^{ème} Série)*, Paris, 1(3-4):223-235, 1 fig., 2 pl.
- OGILBY, J.D., 1890. Description of a new Australian tortoise. *Records of the Australian Museum*, Sydney, 1(2):056-059, 1 pl.
- OGILBY, J.D., 1905. Catalogue of the emydosaurian and testudinian reptiles of New Guinea. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, Brisbane, 19:001-031.
- OPPEL, M., 1811. *Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien, als Prodom einer Naturgeschichte derselben*. Joseph Lindauer, München. xii+86 p.
- PARSONS, T.S. & WILLIAMS, E.E., 1961. Two Jurassic turtle skulls: a morphological study. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, Cambridge, 125(3):041-107, 11 fig., 6 pl.
- PASCUAL, R., 1970. Evolucion de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología*, Caracas, 1968, Caracas, 2:991-1088, 3 fig.
- PASCUAL, R. & RIVAS, O.E.O., 1971. Evolucion de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeograficos y paleoclimaticos relacionados. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 8(3-4):372-412.
- PATTERSON, B., 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American cenozoic Crocodilia. *Herpetologica*, Chicago, 1:043-054, 4 pl. (Non vidi, fide Paula-Couto, 1960, et Mones, 1986.)
- PAULA-COUTO, C. de, 1958. Idade geológica das bacias cenozóicas do vale do Paraíba e de Itaboraí. *Boletim do Museu Nacional (Nova Série, Geologia)*, Rio de Janeiro, 25:001-018.
- PAULA-COUTO, C. de, 1960. Uma preguiça terrícola da região do Alto Amazonas, Colômbia. *Boletim do Museu Nacional (Nova Série, Geologia)*, Rio de Janeiro, 31:001-009, 4 fig.
- PAULA-COUTO, C. de, 1970. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e intergradações biocenóticas dos vertebrados cenozóicos do Brasil. *Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología*, Caracas, 1968, Caracas, 2:907-930.
- PAULA-COUTO, C. de & MEZZALIRA, S., 1971. Nova conceituação geocronológica de Tremembé, estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento)*, Rio de Janeiro, 43:474-488, 11 fig.
- PEREA, D.; UBILLA, M. & PIÑEIRO, G., 1991. Primer registro fosil (Mio-Plioceno) de *Phrynops* (Chelidae) para el Uruguay. P. 099. In: *XII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. São Paulo, 08 a 15 de dezembro de 1991. *Boletim de resumos*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 125 p.
- PETERS, W.C.H., 1870. Über *Platemys tuberosa*, eine neue Art von Schildkröten aus Britisch-Guiana. *Monatsberichte der Königlichen PreuBischen Akademie der Wissenschaften*, Berlin, 1870:311-313, 2 Taf. (Non vidi, fide Pritchard & Trebbau, 1984.)
- PLEDGE, N.S., 1984. A new Miocene vertebrate faunal assemblage from the Lake Eyre Basin: a preliminary report. *The Australian Zoologist*, Sydney, 21(4):345-355, 2 fig., 1 tab.
- PRICE, L.I., 1953. Os quelônios da formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, 147:001-034, 5 fig., 1 est.
- PRICE, L.I., 1973. Quelônio amphichelydia no Cretáceo Inferior no nordeste do Brasil. *Revista de Brasileira de Geociências*, São Paulo, 3(2):084-096, 5 fig.
- PRITCHARD, P.C.H., 1967. *Living turtles of the world*. T.F.H. Publications, Hong Kong. 288 p.
- PRITCHARD, P.C.H., 1979. *Encyclopedia of turtles*. T.F.H. Publications, Jersey City. 895 p.
- PRITCHARD, P.C.H., 1984. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. P. 087-110, 9 fig. In: FERGUSON, M.W.J., *The structure, development and evolution of reptiles*. Symposia of the Zoological Society, number 52, London.
- PRITCHARD, P.C.H., 1985. Evolution and zoogeography of South American turtles. *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:225-233.
- PRITCHARD, P.C.H. & TREBBAU, P., 1984. *The turtles of Venezuela*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca. 414 p., 54 fig., 48 pl., 16 map.
- RANCY, A. & VILLANUEVA, J.B., 1987. Dois

- quelônios do Neógeno do Acre, Brasil. P. 181-187, 2 fig. In: MOURA, J.A.; GILSON, H.M.N.; CAMPOS, D. de A.; BEURLIN, G.; MACEDO, A.C.M. & BRITO, I.A.M., *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, de 19 a 25 de julho de 1987, Volume I*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio de Janeiro. 456 p.
- REINACH, A. von, 1903. Schildkrötenreste aus dem ägyptischen Tertiär. *Abhandlungen hrsg. von Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, Frankfurt am Main, 29(1):ii+064, 17 Taf.
- RHODIN, A.G.J. & MITTERMEIER, R.A., 1976. *Chelodina parkeri*, a new species of chelid turtle from New Guinea, with a discussion of *Chelodina siebenrocki* Werner, 1901. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, 147(11):465-488, 24 fig., 2 ap.
- RHODIN, A.G.J. & MITTERMEIER, R.A., 1977. Neural bones in chelid turtles from Australia and New Guinea. *Copeia*, Washington, 2:370-372, 1 fig., 1 tab.
- RHODIN, A.G.J. & MITTERMEIER, R.A., 1983. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex. P. 058-073, 9 fig., 2 tab. In: RHODIN, A.G.J. & MIYATA, K. [eds.], *Advances in herpetology and evolutionary biology. Essays in honor of Ernest E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- RHODIN, A.G.J.; MITTERMEIER, R.A. & McMORRIS, J.R., 1984. *Platemys macrocephala*, a new species of chelid turtle from central Bolivia and the Pantanal region of Brazil. *Herpetologica*, Chicago, 40:038-046, 8 fig., 2 tab.
- RHODIN, A.G.J.; ROCHA-E-SILVA, R. da & MITTERMEIER, R.A., 1984. Distribution of the South American chelid turtles *Platemys radiolata* and *P. spixii*. *Copeia*, Washington, 1984(3):780-786, 1 fig.
- RIEK, E.F., 1952. The fossil insects of the Tertiary Redbank Plains Series. Part I. An outline of the fossil assemblage with descriptions of the fossil insects of the orders Mecoptera and Neuroptera. *Department of Geology, University of Queensland, Papers (New Series)*, Brisbane, 4:001-014, 4 fig., 2 pl.
- RODRIGUES, J.B., 1892. Les reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosoia (Archeologia, Paleontologia)*, Rio de Janeiro, 2:041-056, 1 fig., 16 pl.
- ROMER, A.S., 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. xxi+772 p., 248 fig.
- ROMER, A.S., 1966. *Vertebrate paleontology. Third edition*. The University of Chicago Press, Chicago and London. x+468 p., 443 fig., 4 tab.
- ROMER, A.S. & PARSONS, T.S., 1985. *Anatomia comparada dos vertebrados. Edição brasileira*. Atheneu Editora São Paulo Ltda., São Paulo. 559 p., 435 fig., 4 tab., 1 ap.
- ROYO-Y-GOMEZ, J., 1945-6. Los vertebrados del Terciario continental colombiano. *Revista da Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Bogotá, 6(24):496-512, 7 fig., 5 est.
- RUSCONI, C., 1934. Tercera noticia sobre los vertebrados fosiles de las arenas puelchenses de Villa Balester. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, Buenos Aires, 117(1):019-037, 6 fig.
- RUSCONI, C., 1948. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio). (Primera Parte). *Publicaciones, Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional del Litoral*, Rosario, 33:005-099, 31 fig.
- RUST, H.-T.; MERTENS, R. & MÜLLER, L., 1934. Systematische Liste der lebenden Schildkröten. *Blätter für Aquarien- und Terrarienfunde*, Magdeburg & Stuttgart, 45(1):042-045, 059-067.
- SAPORITI, E.J., 1943. Nuevo hallazgo de la tortuga acuática *Platemys spixi* D. y B. Ampliación de su distribución geográfica. *Revista Argentina de Zoogeografía*, Buenos Aires, 3(1-2):073-074.
- SAVAGE, D.E., 1951. Report on fossil vertebrates from the Upper Magdalena Valley, Colombia. *Science*, New York, 114:186-187.
- SCHMIDT, A.A., 1966. Morphologische Unterschiede bei *Chelus fimbriatus* verschiedener Herkunft. *Salamandra*, Frankfurt am Main, 2:074-078, 5 abb., 1 tab.
- SCHMIDT, K.-P., 1940. A new turtle of the genus *Podocnemis* from the Cretaceous of Arkansas. *Field Museum of Natural History (Geological Series)*, Chicago, 8(1):001-012, 5 fig.
- SCHNEE, P., 1900. Über eine Sammlung südbrasilianischer Reptilien und Amphibien, nebst Beschreibung einer neuen Schildkröte (*Platemys Wernerii*). *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 23(682):461-464, 1 abb.
- SCHNEIDER, J.G., 1783. *Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, nebst einem systematischen Verzeichnisse der einzelnen Arten und zwey Kupfern*. J.G. Müller, Leipzig. xlviii+364 S., 2 Taf. (Non vidi, fide Zug, 1977 et Pritchard & Trebbau, 1984.)
- SCHOEPPF, J.D., 1792. *Historia testudinum iconibus illustrata. Pars prima*. J. Palm, Erlangae. 32 p. (Non vidi, fide Pritchard & Trebbau, 1984.)
- SCHWEIGGER, A.F., 1812. *Prodromus monographiae cheloniorum auctore Schweigger*. *Königliche Archiv für Naturwissenschaft und Mathematisch*, Königsberg, 1:271-368, 406-462. (Non vidi, fide Pritchard & Trebbau, 1984.)

- SIEBENROCK, F., 1897. Das Kopfskelett der Schildkröten. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)*, Wien, 106(4):245-328, 6 Taf.
- SIEBENROCK, F., 1901. Beschreibung einer neuen Schildkröten-gattung aus der Familie Chelydidae von Australien: *Pseudemydura*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)*, Wien, 22:248-250. (Non vidi, fide Siebenrock, 1907.)
- SIEBENROCK, F., 1902. Zur Systematik der Schildkröten-Gattung *Podocnemis* Wagler. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe)*, Wien, 111(1):157-170, 1 Taf.
- SIEBENROCK, F., 1904. Schildkröten von Brasilien. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaften Klasse)*, Wien, 76:001-028, 5 abb., 3 Taf.
- SIEBENROCK, F., 1905. Über die Berechtigung der Selbständigkeit von *Hydraspis hilarii* D.u.B. *Zoologischen Anzeiger*, Leipzig, 29(1):424-427.
- SIEBENROCK, F., 1907. Beschreibung und Abbildung von *Pseudemydura umbrina* Siebenr. und über ihre systematische Stellung in der Familie Chelydidae. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)*, Wien, 116(1):1205-1211, 1 Taf.
- SIEBENROCK, F., 1909. Synopsis der rezenten Schildkröten, mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. *Zoologische Jahrbücher (Supplement)*, Jena, 10:427-618.
- SIMPSON, G.G., 1943a. Una tortuga del Terciario de Venezuela. *Revista de Fomento, Ministerio de Fomento*, Caracas, 5(51-52):053-064, 2 fig. (Non vidi, fide Wood & Gamero, 1971.)
- SIMPSON, G.G., 1943b. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, New Haven, 241:413-429.
- SMITH, H.M. & JAMES, L.F., 1958. The taxonomic significance of cloacal bursae in turtles. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, Lawrence, 61(1):086-096.
- SPIX, J.B. von, 1824. *Animalia nova sive species novae testudinum et ranarum, quas in itinere per Brasiliam, annis MDCCCXVII-MDCCCXX*. Franc. Seraph. Hübschmann, Monachii. ii+53 p., 17+22 Taf.
- STAESCHE, K., 1929. Schildkrötenreste aus der Oberen Kreide Patagoniens. *Palaeontographica*, Stuttgart, 72:103-123, 17 abb., 4 Taf.
- STEJNEGER, L., 1909. Generic names of some chelyid turtles. *Proceedings of the Biological Society*, Washington, 22:125-127.
- STIEVE, H., 1949. *Nomina anatomica*. Verlag von Gustav Fischer, Jena. iv+162 p., 6 abb.
- STIRTON, R.A., 1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, Boulder, 64(6):603-622, 13 fig.
- STIRTON, R.A.; TEDFORD, R.H. & MILLER, A.H., 1961. Cenozoic stratigraphy and vertebrate paleontology of the Tirari Desert, South Australia. *Record of the South Australia Museum*, Adelaide, 14:019-061.
- STIRTON, R.A.; TEDFORD, R.H. & WOODBURNE, M.O., 1967. A new Tertiary formation and fauna from the Tirari Desert, South Australia. *Record of the South Australia Museum*, Adelaide, 15:427-462.
- STRAUCH, A., 1862. Chelonologische Studien mit besonderer Beziehung auf die Schildkrötensammlung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St.-Petersburg. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences (7^{ème} Série)*, Saint-Petersbourg, 5(7):001-196. (Non vidi, fide Pritchard & Trebbau, 1984.)
- SUAREZ, J.M., 1969. Um quelônio da formação Bauru. *Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Geologia*, Salvador, 167-176, 7 fig.
- TATE, R., 1886. Post-Miocene climate in South Australia. *Transactions and Proceedings of the South Australian Royal Society*, 8:049-059. (Non vidi, fide Gaffney, 1981.)
- THOMPSON, M.B., 1983. Populations of the Murray River tortoise, *Emydura* (Chelodina): the effect of egg predation by the Red Fox, *Vulpes vulpes*. *Australian Wildlife Research*, Melbourne, 10:363-371, 2 fig., 1 tab.
- VANZOLINI, P.E.; RAMOS-COSTA, A.M.M. & VITT, L.J., 1980. Répteis das caatingas. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 162 p., 102 fig., 40 est.
- VESTJENS, W.J.M., 1969. Nesting, egg laying and hatching of the Snake-Necked tortoise at Cambera, A.C.T. *Australian Zoologist*, Sydney, 15(2):141-149, 2 fig., 5 tab.
- VILLANUEVA, J.B. & SANTOS, J.C.R. dos, 1989. Ocorrência de *Chelus colombianus* (Chelonii, Chelidae) no Mioceno Superior do Acre, Brasil. P. 439-446, 2 fig. In: POPP, J.H.; POPP, M.B.; ASSINE, M.L.; ROSLER, O.; HESSEL, M.H.R.; CASTRO, J.C. de; BARBERENA, M.C. & BEURLIN, G., *Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 1 a 7 de setembro, 1989. Volume I. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Curitiba. 809 p.
- VIS, C.W. de, 1897. The extinct fresh-water turtles of Queensland. *Annals of the Queensland Museum*, Brisbane, 3:003-007, 8 pl.

- VIS, C.W. de, 1907. Fossils from the Gulf Watershed. *Annals of the Queensland Museum*, Brisbane, 7:003-007.
- VOGT, T., 1911. Reptilien und Amphibien aus Neu Guinea. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde*, Berlin, 9:410-432.
- WAGLER, J., 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel. Ein Beitrage zur vergleichenden Zoologie*. J.G. Cotta'schen Buchhandlung, München, Stuttgart und Tübingen. vi+354 S., 9 Taf.
- WALKER, C.A., 1966. *Podocnemis somaliensis*, a new Pleurodiran turtle from the Middle Eocene of Somalia. *Palaeontology*, London, 9(3):511-516, 4 fig., 1 pl.
- WALKER, W.F., Jr., 1973. The locomotor apparatus of Testudines. P. 001-100, 31 fig. In: GANS, C. & PARSONS, T.S., *Biology of the Reptilia, Volume 4, Morphology*. D. Academic Press, London and New York. 539 p., 169 fig.
- WARREN, J.W., 1969a. Chelid turtles from the Mid-Tertiary of Tasmania. *Journal of Palaeontology*, Tulsa, 43(1):179-182, 1 fig.
- WARREN, J.W., 1969b. A fossil chelonian of probable Lower Cretaceous age from Victoria, Australia. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, Melbourne, 29:023-028, 2 fig., 1 pl.
- WEBB, G.J.W., 1978. Observations on basking in some Australian turtles (Reptilia: Testudines: Chelidae). *Herpetologica*, Chicago, 38(4):039-042, 2 fig.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R., 1961. *Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen*. Gustav Fischer Verlag, Jena. xxvi+422 S., 271 Taf.
- WERNER, F., 1901. Ueber Reptilien und Batrachier aus Ecuador und Neu-Guinea. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft*, Wien, 51:593-614.
- WIED, M.A.P. zu, 1821. *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. Zweiter Band*. H.L. Brönnner, Frankfurt am Main.
- WIED, M.A.P. zu, 1825. *Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens. Neunte Lieferung. Recueil de planches coloriées d'animaux du Brésil. IX^{me} Livraison*. Bureau d'Industrie, Weimar. 5 Taf.
- WIELAND, G.R., 1923. A new Paraná pleurodiran. *The American Journal of Sciences (5th Series)*, New Haven, 5(25):001-014, 3 fig., 1 pl.
- WILEY, E.O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore. xvi+440 p.
- WILLIAMS, E.E., 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 94(9):505-562, 20 fig., 10 tabs, 2 ap.
- WILLIAMS, E.E., 1953. Fossils and distributions of chelid turtles. 1. "*Hydraspis*" *leithii* (Carter) in the Eocene of India is a pelomedusid. *Breviora*, Cambridge, 13:001-008, 3 pl.
- WILLIAMS, E.E., 1954. Fossils and the distribution of chelyid turtles. 2. Additional reputed chelyid turtles on northern continents: *Palaeaspis conybeari* (Owen) - a pelomedusid. *Breviora*, Cambridge, 32:001-006, 4 fig.
- WILLIAMS, E.E., 1958. Rediscovery of the Australian chelid genus *Pseudemydura* Siebenrock (Chelidae, Testudines). *Breviora*, Cambridge, 84:001-008, 4 pl.
- WISE, S.C.; FORMANOWICZ, R., Jr. & BRODIE, E.D., 1989. Matamata turtles ambush but do not herd prey. *Journal of Herpetology*, Cincinnati, 23(3):297-299, 2 fig., 1 tab.
- WOOD, R.C., 1975. Redescription of "*Bantuchelys*" *congolensis*, a fossil pelomedusid turtle from the Paleocene of Africa. *Revue de Zoologie Africaine*, Tervuren, 89:127-144, 2 fig., 6 pl., 1 tab.
- WOOD, R.C., 1976a. Two new species of *Chelus* (Testudines: Pleurodira) from the Late Tertiary of northern South America. *Breviora*, Cambridge, 435:001-026, 5 pl., 2 tab.
- WOOD, R.C., 1976b. *Stupendemys geographicus*, the world's largest turtle. *Breviora*, Cambridge, 436:001-031, 9 fig., 1 pl., 5 tab.
- WOOD, R.C., 1979. Studies of the systematics, evolution, and ecology of pleurodiran turtles in South America. *National Geographic Society Research Reports*, Washington, 1970:591-599, 2 fig.
- WOOD, R.C., 1983. *Kenyemys williamsi*, a fossil pelomedusid turtle from the Pliocene of Kenya. P. 074-085, 5 fig., 1 tab. In: RHODIN, A.G.J. & MIYATA, K., [eds.], *Advances in herpetology and evolutionary biology. Essays in honor of Ernest E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- WOOD, R.C., 1985. Evolution of the pelomedusid turtles. *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:269-282.
- WOOD, R.C. & FREIBERG, M.A., 1977. Redescription of *Notoemys laticentralis*, the oldest fossil turtle from South America. *Acta Geologica Lilloana*, Tucumán, 13(6):187-204, 2 pl., 1 fig.
- WOOD, R.C. & GAMERO, M.L.D. de, 1971. *Podocnemis venezuelensis*, a new fossil pelomedusid (Testudines, Pleurodira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. *Breviora*, Cambridge, 367:001-023.

- WOOD, R.C. & MOODY, R.T.J., 1976. Unique arrangement of carapace bones in the South American chelid turtle *Hydromedusa maximiliani* (Mikan). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 59:069-078, 3 fig., 3 tab.
- WOOD, R.C. & PATTERSON, B., 1973. A fossil trionychid turtle from South America. *Breviora*, Cambridge, 415:001-010.
- ZANGERL, R., 1947. Redescription of *Taphrosphys olssoni*. A fossil turtle from Peru. *Fieldiana (Geology)*, Chicago, 10(5):029-040, 4 fig.
- ZANGERL, R., 1948. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part II. The pleurodiran turtles. *Fieldiana (Geology Memoirs)*, Chicago, 3:015-056, 16 fig., 1 pl.
- ZANGERL, R., 1969. The turtle shell. P.311-339, 15 fig., 2 tab. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. d'A. & PARSONS, T.S., *Biology of the Reptilia, Volume 1, Morphology* A. Academic Press, London and New York. xvi+373 p.
- ZANGERL, R. & MEDEM, F., 1958. A new species of chelid turtle, *Phrynops (Batrachemys) dahli* from Colombia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, 119(5):375-390, 6 fig., 2 pl.
- ZUG, G.R., 1977. The matamata (Testudines: Chelidae) is *Chelus* not *Chelys*! *Herpetologica*, Chicago, 33(1):053-054.

E S T A M P A S

E

T A B E L A S

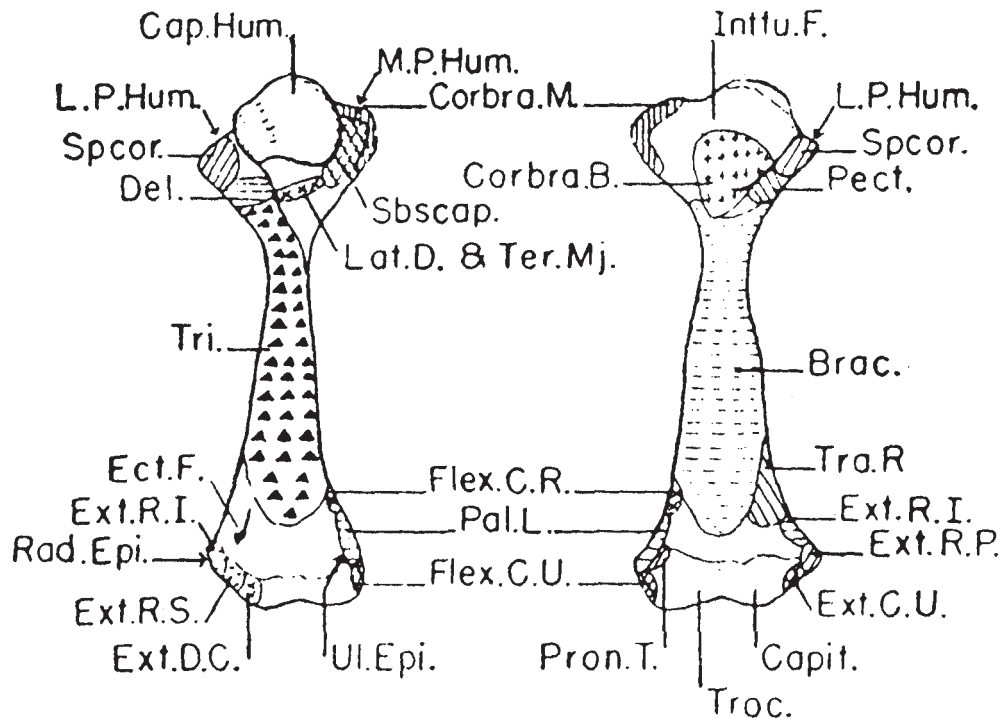
ESTAMPA 1

Estruturas anatômicas e áreas de inserções musculares (impressões) nos estilópodos esquerdos de *Pseudemys* (Emydidae, Cryptodira) (apud Walker, 1973; com modificações). **(A & B)**. Úmero, vistas dorsal e ventral, respectivamente. Abreviações: *Brac.*: braquial inferior; *Cap.Hum.*: cabeça do úmero; *Capit.*: capítelo; *Corbra.B.*: coracobraquial breve; *Corbra.M.*: coracobraquial magno; *Del.*: deltóide; *Ect.F.*: forâmen ectepicondilar; *Ext.C.U.*: extensor do carpo ulnar; *Ext.D.C.*: extensor comum dos dedos; *Ext.R.I.*: extensor radial intermédio; *Ext.R.P.*: extensor radial profundo; *Ext.R.S.*: extensor radial superficial; *Flex.C.R.*: flexor do carpo radial; *Flex.C.U.*: flexor do carpo ulnar; *Inttu.F.*: fossa intertubercular; *Lat.D.* & *Ter.Mj.*: latíssimo do dorso e teres maior; *L.P.Hum.*: processo cranial do úmero; *M.P.Hum.*: processo caudal do úmero; *Pal.L.*: palmar longo; *Pect.*: peitoral; *Sbscap.*: subscapular; *Spcor.*: supracoracoidal; *Tra.R.*: trator do rádio; *Tri.*: tríceps do braço; *Troc.*: tróclea; *Ul.Epi.*: epicôndilo ulnar. **(C & D)**. Fêmur, vistas dorsal e ventral, respectivamente. Abreviações: *Add.F.*: adutor do fêmur; *Cap.Fem.*: cabeça do fêmur; *Cdiltfem.*: caudoiliofemoral; *Ext.D.C.*: extensor comum dos dedos; *Femtib.*: femorotibial; *Fib.C.*: côndilo fibular; *Fib.Ep.*: epicôndilo fibular; *Flex.D.L.*: flexor longo dos dedos; *Gast.*: gastrocnêmio; *Ilfem.*: iliofemoral; *Inttr.F.*: fossa intertrocantérica; *Ischtr.*: isquiotrocantérico; *Pubischfem.E.*: puboisquiofemoral externo; *Pubischfem.I.*: puboisquiofemoral interno; *Tib.C.*: côndilo tibial; *Tro.Mi.*: trocâter cranial; *Tr.Mj.*: trocâter caudal.

ESTAMPA 1

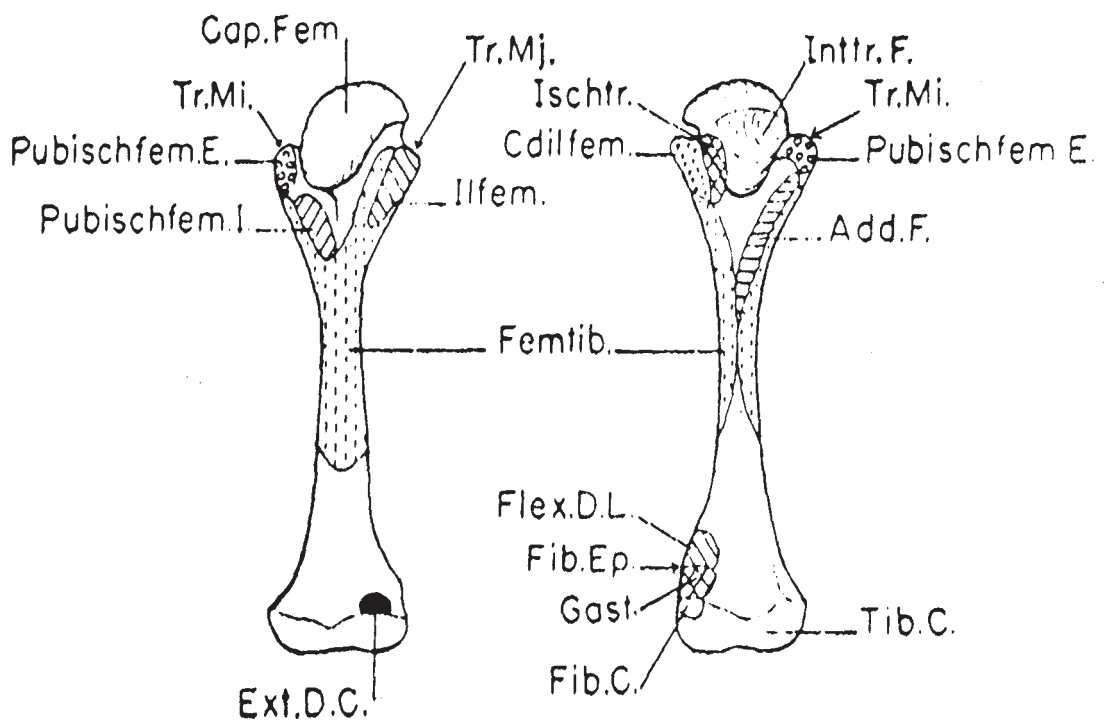
A

B



C

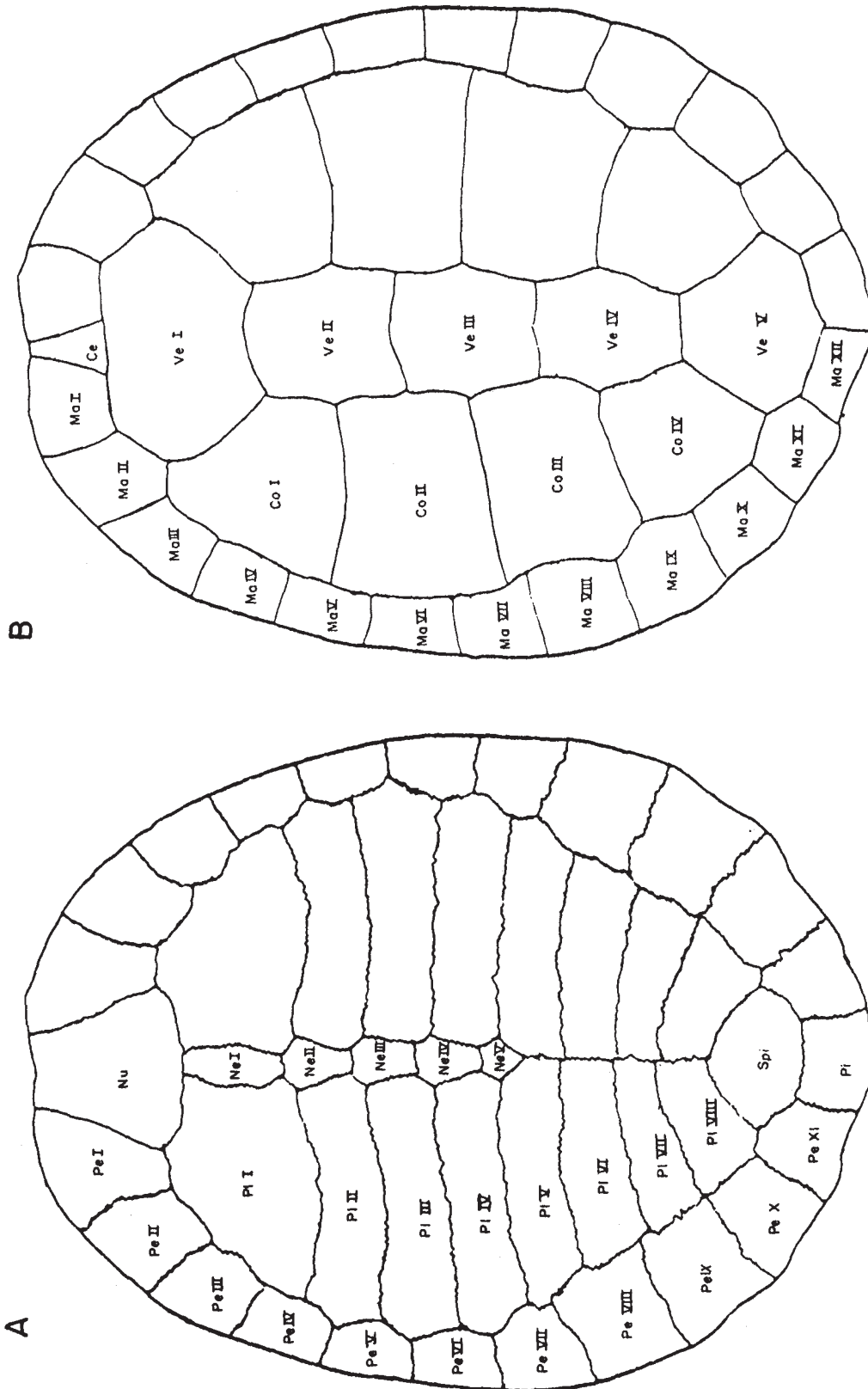
D



ESTAMPA 2

Ossos e escamas do casco (vista dorsal) de *Phrynops* (modificado de Pritchard & Trebbau, 1984). **(A)**. Ossos. Abreviações: *Ne.*: neural (I a V); *Nu.*: nugal; *Pe.*: periferal (I a XI); *Pi.*: pigal; *Pl.*: pleural (I a VIII); *Spi.*: suprapigal. **(B)**. Escamas. Abreviações: *Ce.*: cervical; *Co.*: costal (I a IV); *Ma.*: marginal (I a XII); *Ve.*: vertebral (I a V). **(C)**. Ossos e escamas sobrepostos.

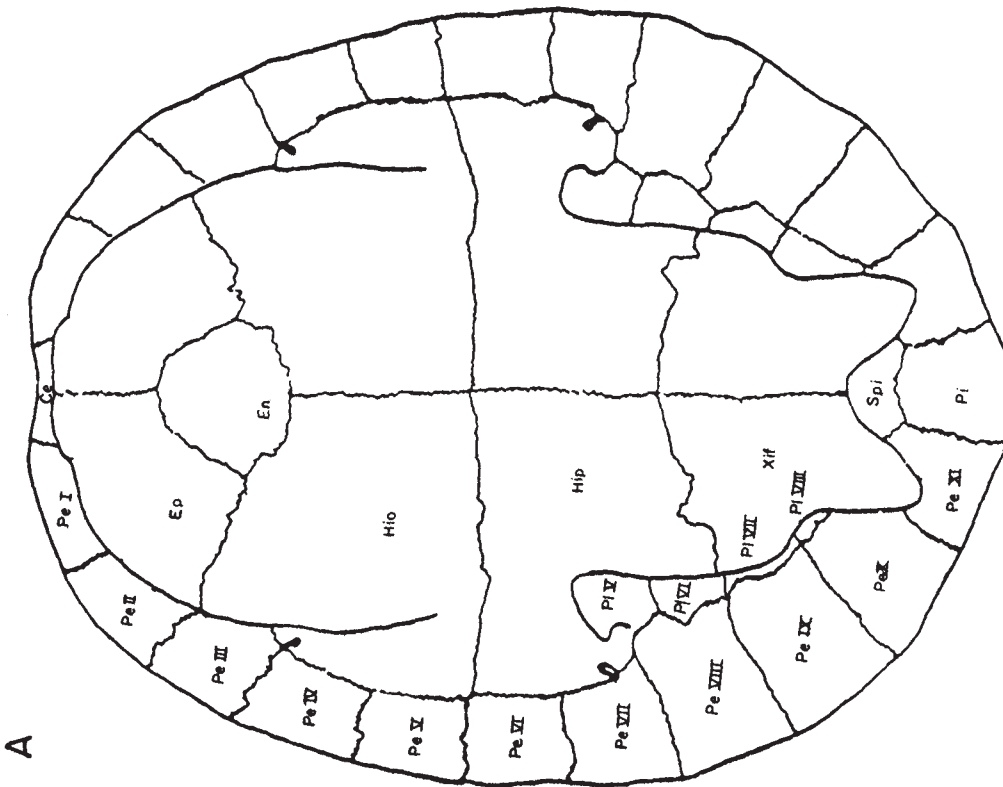
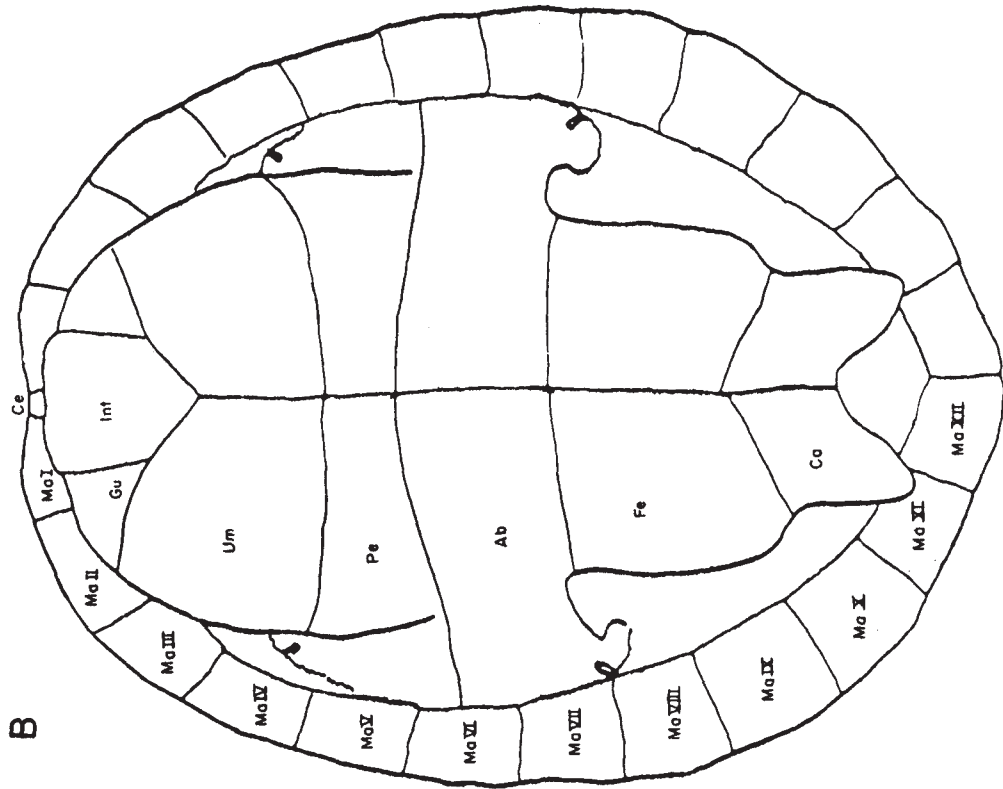
ESTAMPA 2



ESTAMPA 3

Ossos e escamas do casco (vista ventral) de *Phrynops* (modificado de Pritchard & Trebbau, 1984). **(A)**. Ossos. Abreviações: *En.*: entoplastrão; *Ep.*: epiplastrão; *Hio.*: hioplastrão; *Hip.*: hi-poplastrão; *Nu.*: nugal; *Pe.*: periferal (I a XI); *Pi.*: pigal; *Pl.*: pleural (I a VIII); *Spi.*: suprapigal; *Xif.*: xifiplastrão. **(B)**. Escamas. Abreviações: *Ab.*: abdominal; *Ca.*: caudal; *Ce.*: cervical; *Fe.*: femoral; *Gu.*: gular; *Int.*: intergular; *Ma.*: marginal (I a XII); *Pe.*: peitoral; *Um.*: umeral. **(C)**. Ossos e escamas sobrepostos.

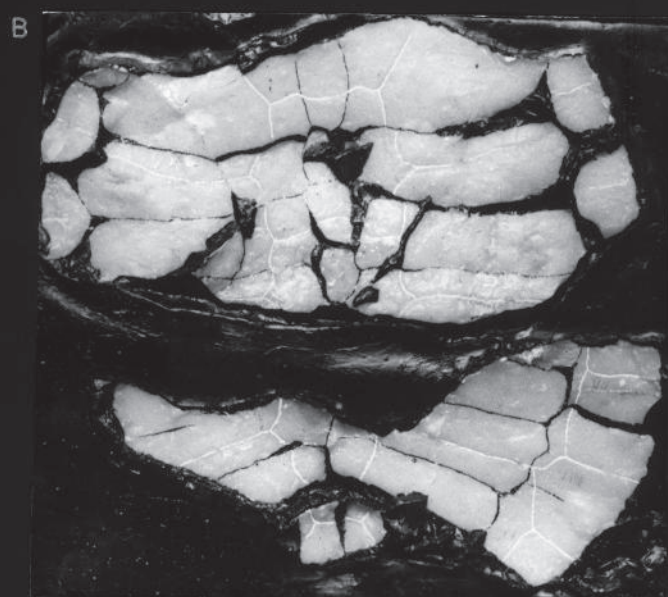
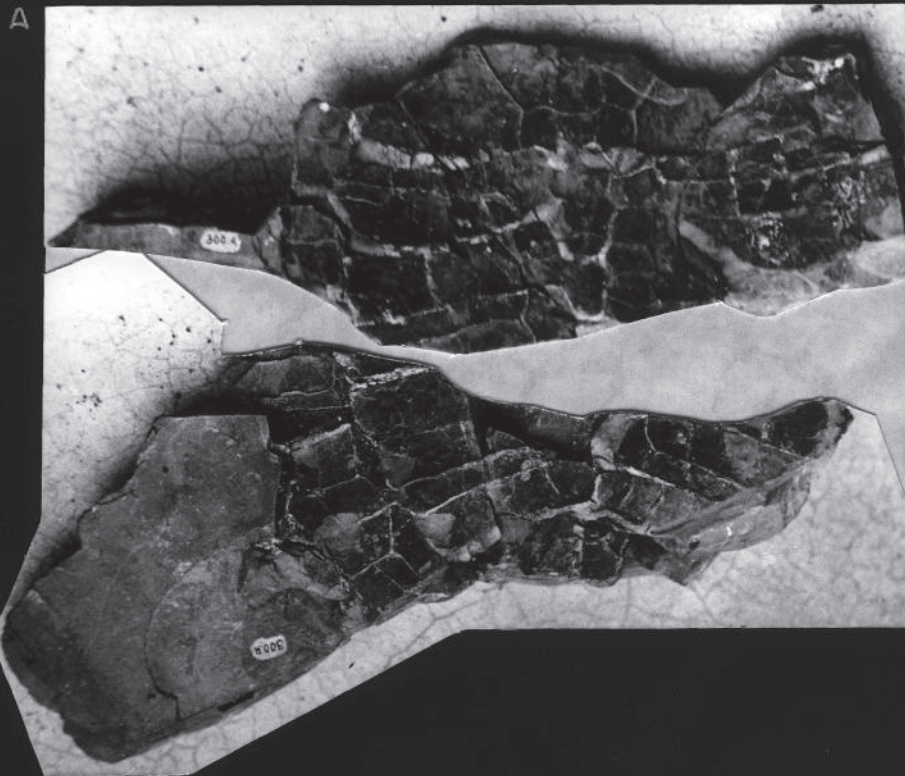
ESTAMPA 3



ESTAMPA 4

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [1] (DGM 300-R). Restos de carapaça. **(A)**. Impressão dorsal da carapaça; (1): porção "A", compreendendo a metade cranial; (2): porção "B" compreendendo a metade caudal. **(B)**. Molde, em resina de poliéster, compreendendo ambas as impressões (porções "A" e "B"), em disposição reversa; compreendendo: neurais (I a IV), pleurais (I a VIII) e periferais III (direito), IV e V (direitos e esquerdos), VI a VIII (esquerdos). Observação: não há encaixe na rocha-matriz entre as duas amostras, porém morfológicamente encontra-se um encaixe no pleural IV direito, encontrado em ambas as porções.

ESTAMPA 4



BARRA = 10 CM

ESTAMPA 5

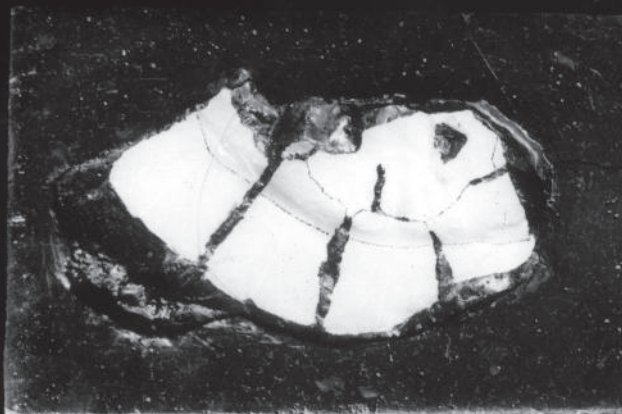
Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [1] (DGM 300-R). Restos de carapaça. **(A)**. Impressão ventral da porção caudal da carapaça (porção "C"). **(B)**. Molde, em resina de poliéster, da referida impressão em disposição reversa; compreendendo suprapigal, periferais X (direito) e XI (esquerdo e direito) e pigal.

ESTAMPA 5

A



B



BARRA = 10CM

ESTAMPA 6

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [1] (DGM 300-R). Restos de plastrão. **(A)**. Impressão ventral do casco (porção "D"). **(B)**. Impressão indeterminada do ?plastrão. (porção "E"). **(C)**. Impressão indeterminada do ?plastrão (porção "F"). **(D)**. Moldes, em resina de poliéster, das referidas impressões em disposição reversa; (1): porção "D"; compreendendo epiplastrões, entoplastrão, hioplas-trões, hipoplastrões parciais, pleural I direita, dois centros truncovertebrais; (2): porção "E"; (3): porção "F".

ESTAMPA 6



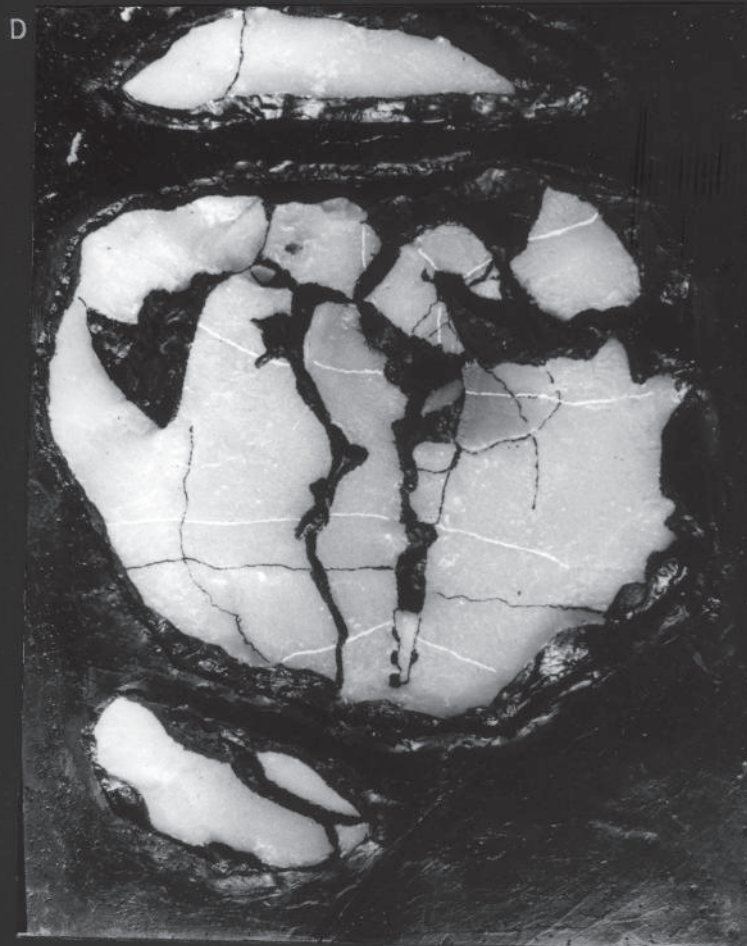
A



B



C



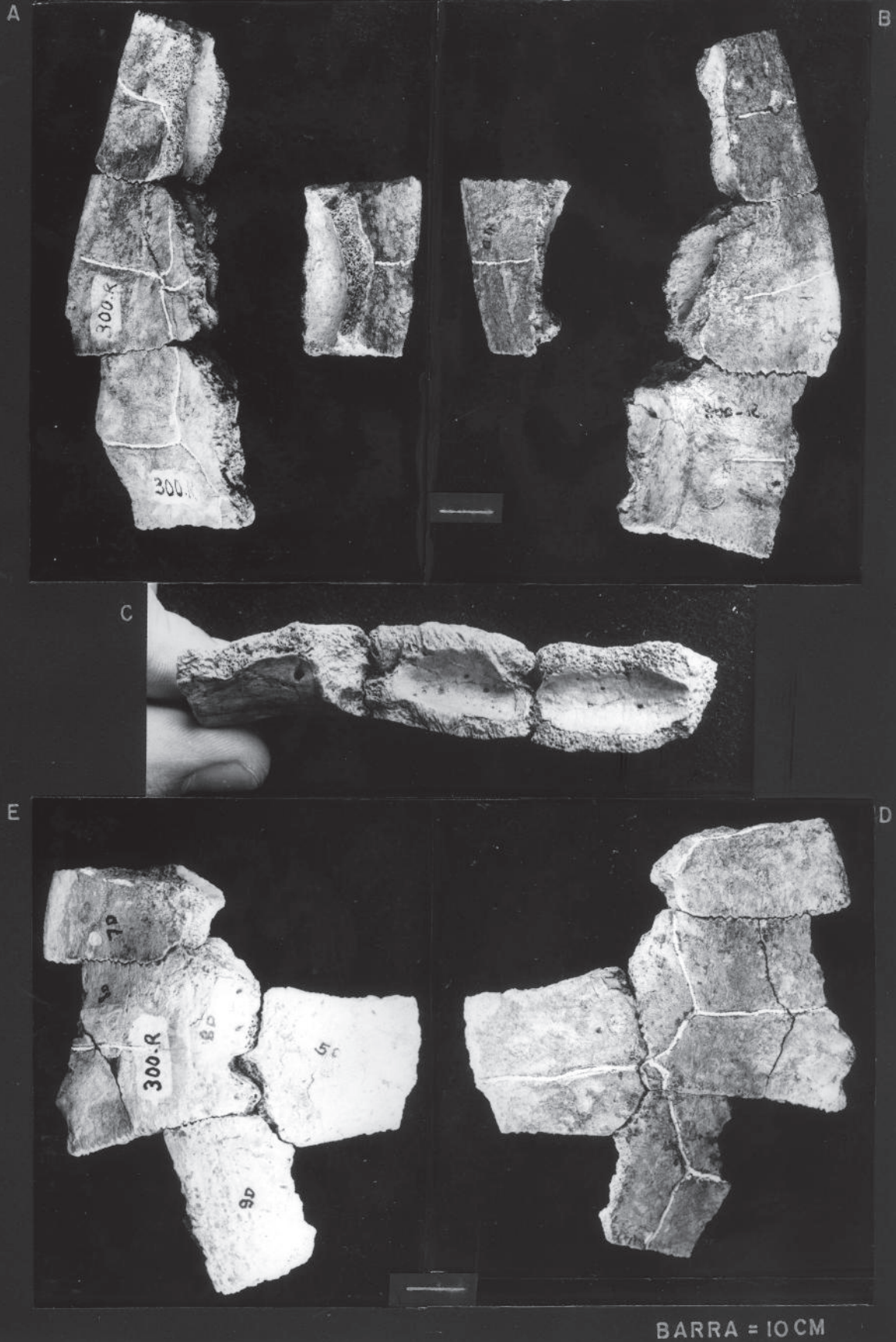
D

BARRA = 10 CM

ESTAMPA 7

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [1] (DGM 300-R). Ossos periferais e pleurais (porção "G"). (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, dos periferais VI, VII e VIII esquerdos e IV direito. (**C**). Vista medial dos periferais VI, VII e VIII esquerdos mostrando a fossa visceral. (**D** & **E**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do pleural VI e periferais VII, VIII e IX direitos.

ESTAMPA 7



ESTAMPA 8

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [2] (DGM 301-R). Restos de carapaça. **(A)**. Nucal fragmentário mostrando a largura acentuada da escama nucal. **(B & C)**. Vistas dorsal e ventral, respectivamente, dos pleurais (I a VIII), neurais (I a V), periferal X, nucal, suprapigal e arcos truncovertebrais (II a V e ?VIII).

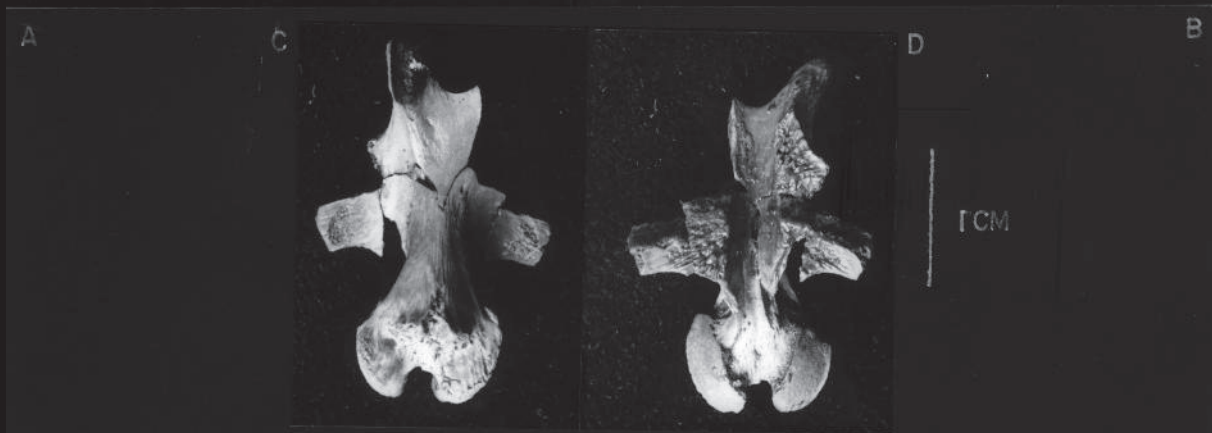
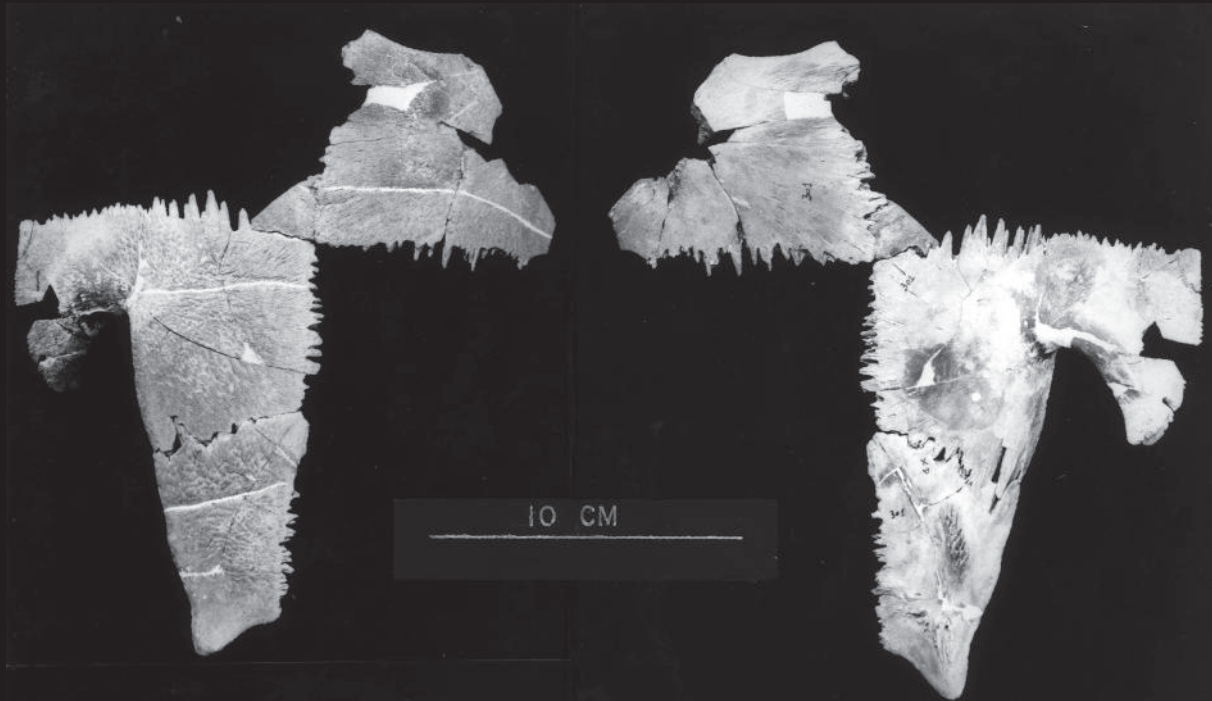
ESTAMPA 8



ESTAMPA 9

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [2] (DGM 301-R). Restos de plastrão, vértebra cervical e zeugópodo direito. (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do plastrão; incluindo hioplastrão esquerdo, hipoplastrão e xifiplastrão direitos. (**C** & **D**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do arco cervicovertebral ?V. (**E**). Impressão da tíbia direita. (F). Molde, em silicone, da tíbia direita em vista dorsomedial.

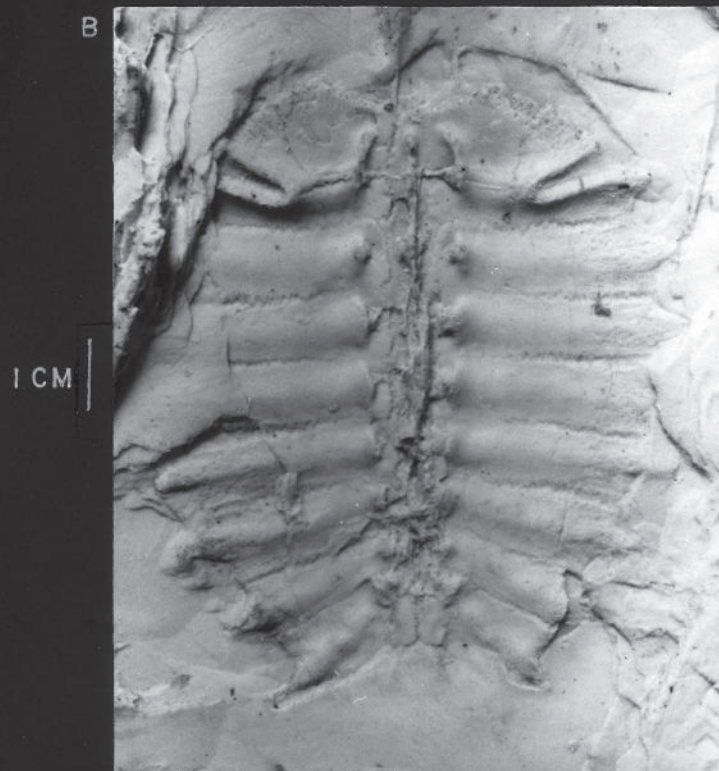
ESTAMPA 9



ESTAMPA 10

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [3] (DGM 302-R). Superfície ventral da carapaça. **(A)**. Impressão ventral da carapaça. **(B)**. Molde, em silicone, da referida impressão, em disposição reversa; incluindo pleurais (I a VIII) e neurais (I a VI).

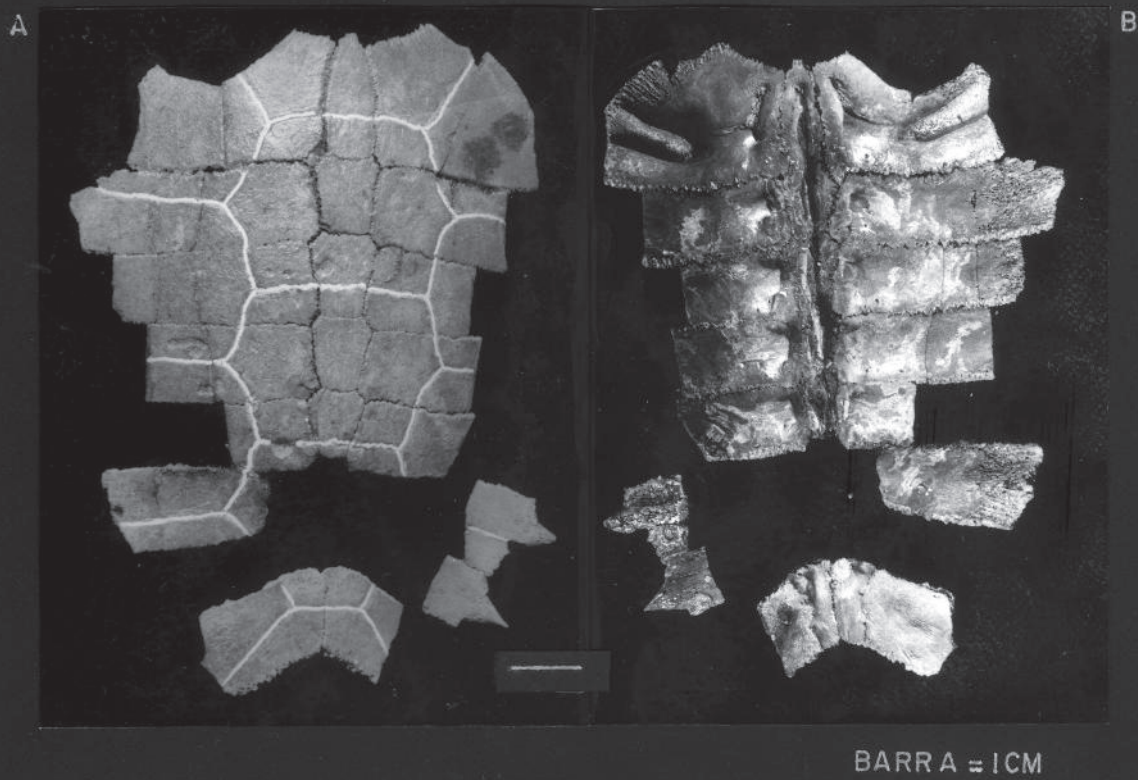
ESTAMPA 10



ESTAMPA 11

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [3] (DGM 302-R). Superfície ventral da carapaça. (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, da carapaça, compreendendo: pleurais (I a VIII) e neurais (I a VI).

ESTAMPA 11

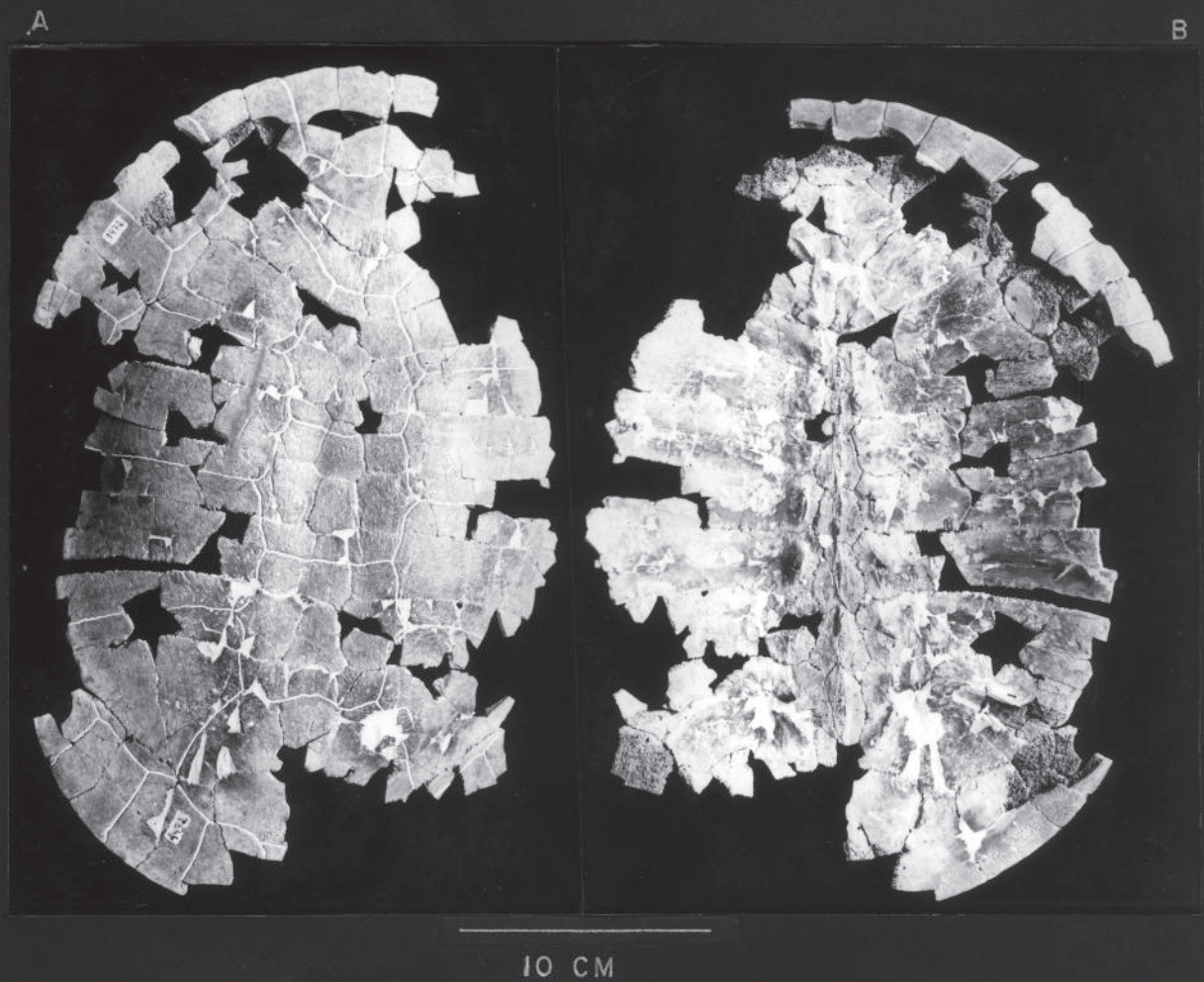


ESTAMPA 12

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [4] (DGM 1472-R). Carapaça parcial. (**A** & **B**). Vistas, dorsal e ventral, respectivamente, compreendendo: pleurais (I a VIII); periferais I a III e VIII a X direitos, XI (direito e esquerdo); neurais (I a VII); e nugal, suprapigal e pigal fragmentários.

- E.-E. Kischlat -

ESTAMPA 12



ESTAMPA 13

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [4] (DGM 1472-R). Plastrão.
(**A** & **B**). Vistas ventral e ventral e dorsal, respectivamente,
compreendendo: epiplastrões, entoplastrão, hioplastrões,
hipoplastrões e xifiplastrões.

- E.-E. Kischlat -

ESTAMPA 13

A



10=CM

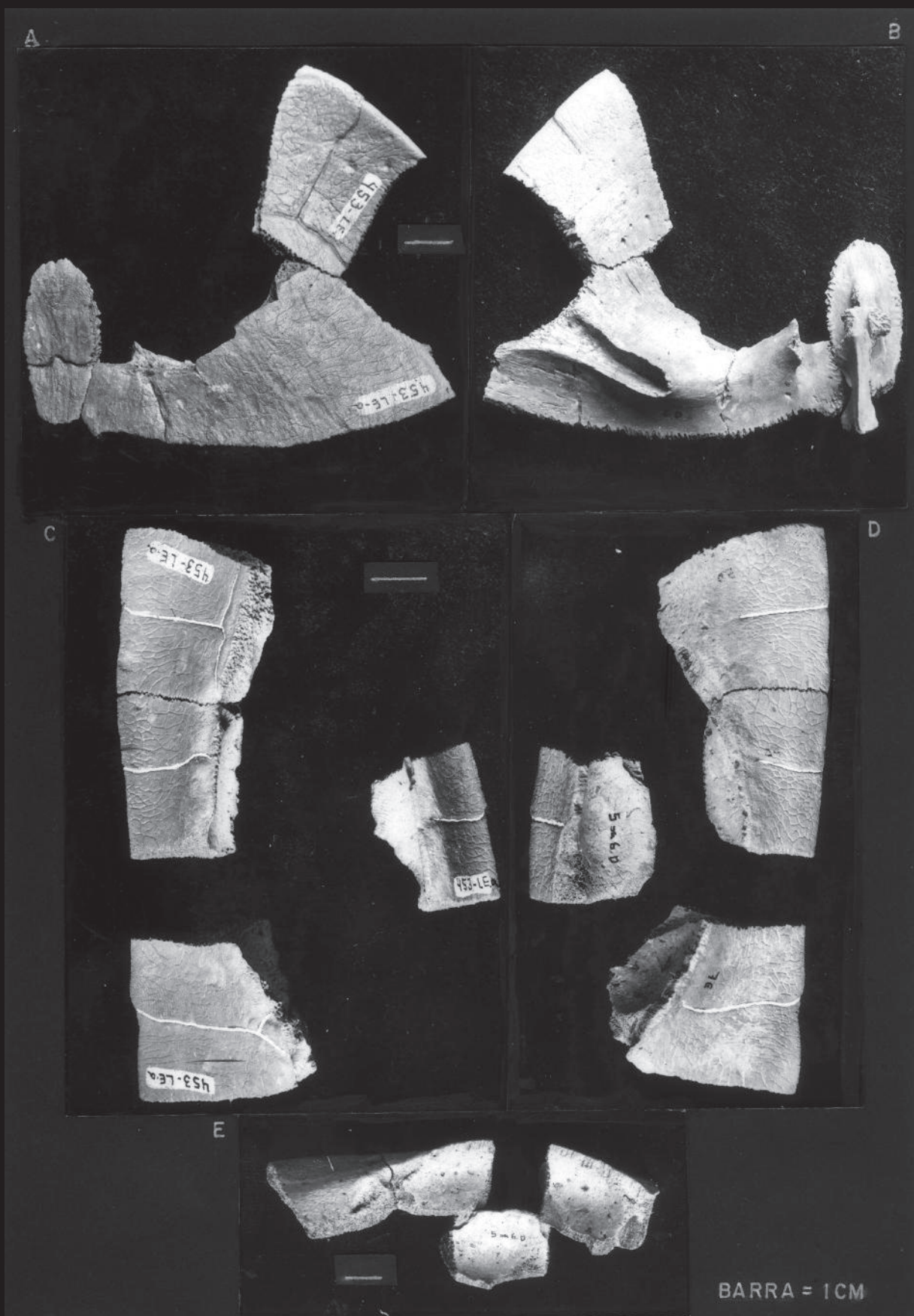
B



ESTAMPA 14

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [5] (DGM 1482-R). Restos de carapaça (DGM 1482a-R). (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do pleural I e periferal II direitos, neural I, arco e corpo truncovertebral II. (**C** & **D**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, dos periferais III, IV e VII esquerdos e indeterminado (V ou VI) direito. (**E**). Vista medial dos mesmos mostrando a fossa visceral.

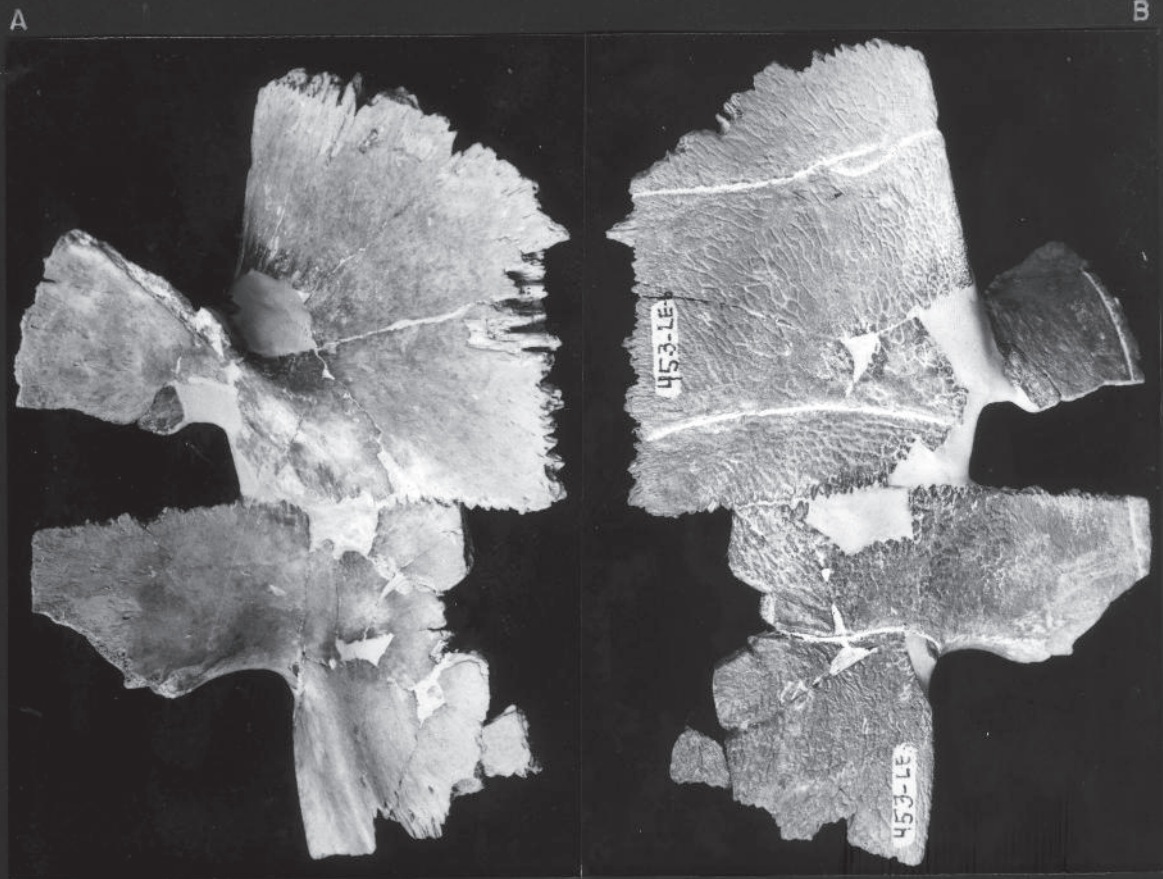
ESTAMPA 14



ESTAMPA 15

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [5] (DGM 1482-R). Restos de plastrão (DGM 1482b-R) e úmero. (**A** & **B**). Vistas ventral e dorsal, respectivamente, compreendendo: hioplastrão e hipoplastrão esquerdos. (**C** & **D**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do úmero esquerdo.

ESTAMPA 15



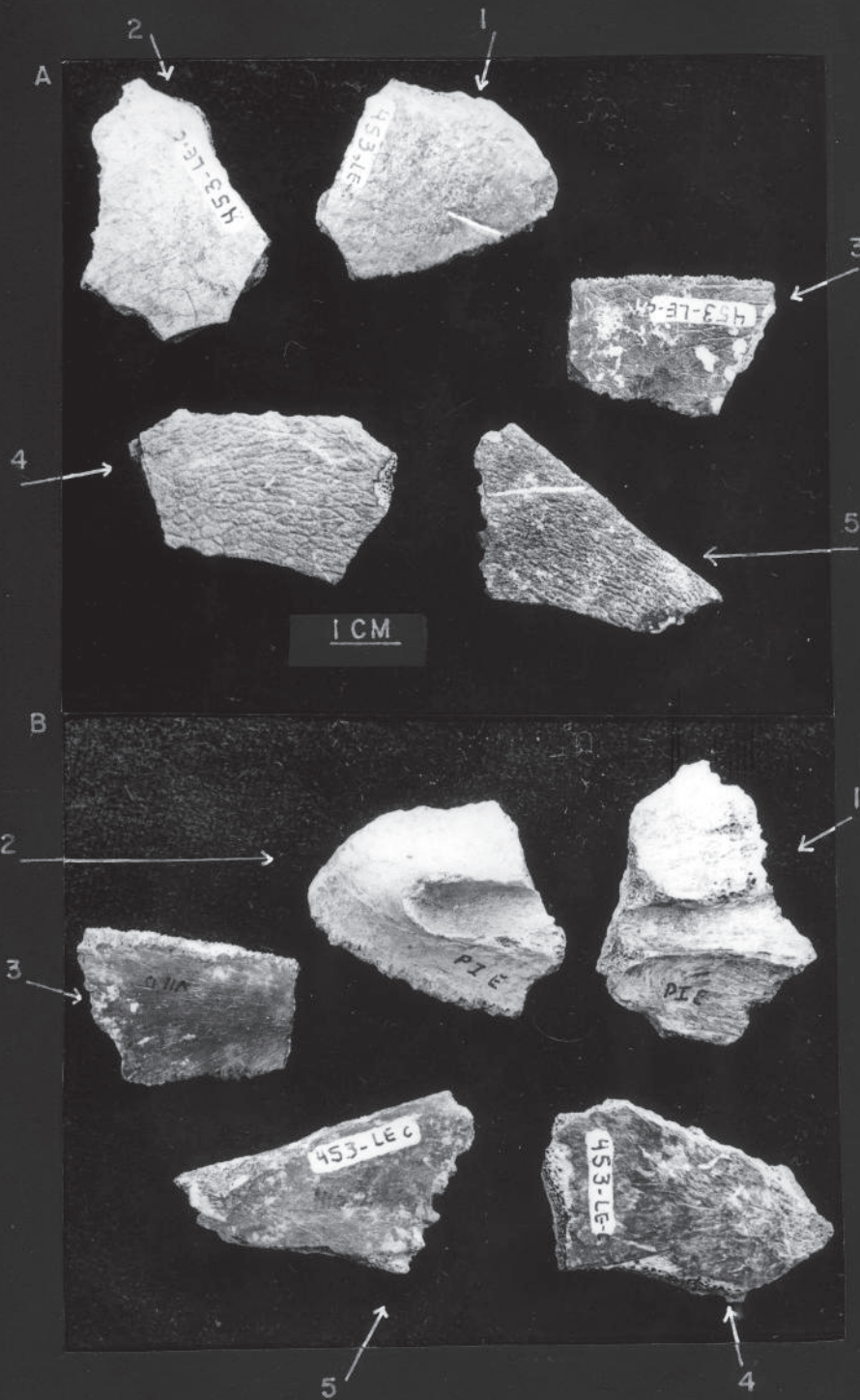
10 CM



ESTAMPA 16

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [6] (DGM 1483-R). Restos fragmentários de casco. (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, da porções sagital (1) e parassagital (2) de pleural I, pleural ?V (3) e duas lâminas de hioplastrão ou hipoplastrão (4 & 5).

ESTAMPA 16



ESTAMPA 17

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [7] (DGM 1484-R). Restos de plastrão, crânio, mandíbula e arco cervicovertebral ?V. (**A** & **B**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, de ossos do plastrão, compreendendo: epiplastrão direito e hioplastrão direito composto de lâmina (1), face articular pleural I (2) e base do processo lateral (3). (**C** & **D**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente do esquamosal, quadrado e opistótico direitos parciais (direção rostral para cima da página). (**E** & **F**). Vistas lateral e medial, respectivamente, do dentário esquerdo fragmentário. (**G** & **H**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do úmero direito. (**I** & **J**). Vistas dorsal e ventral, respectivamente, do arco cervicovertebral ?IV.

ESTAMPA 17

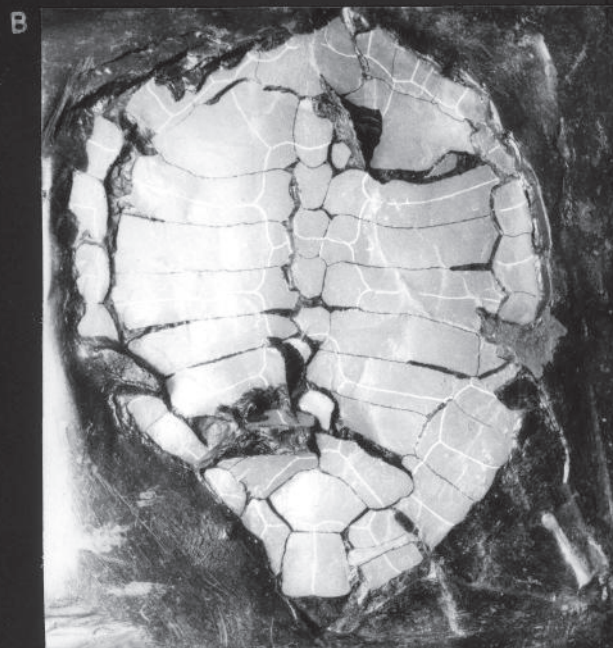
BARRA=1CM



ESTAMPA 18

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [8] (DGM 1485-R). Impressão dorsal da carapaça e ossos dos zeugópodos. **(A)**. Impressão, vista dorsal da carapaça. **(B)**. Molde, em resina de poliéster, da referida impressão; compreendendo: pleurais (I a VIII), periferais (I a XI), nugal, neurais (I a V), suprapigal e pigal; pode-se observar um ?rádio indeterminado sobre o pigal e a fíbula direita à direita.

ESTAMPA 18



10 CM

ESTAMPA 19

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [8] (DGM 1485-R). Impressão ventral e molde ventral do casco e ossos da cintura, estilópodo e zeugópodo. **(A)**. Impressão, vista ventral do casco. **(B)**. Molde, em resina de poliéster, da referida impressão; compreendendo: epiplastrões, entoplastrão, hioplastrões, hipoplastrões e xifiplastrões; periferais (II a V e VII a X) esquerdos e XI (direitos e esquerdos), suprapigal e pigal; ílio, fêmur e tíbia direitos. **(C)**. Detalhe do molde, onde observa-se o fêmur, ílio e tíbia direitos.

ESTAMPA 19

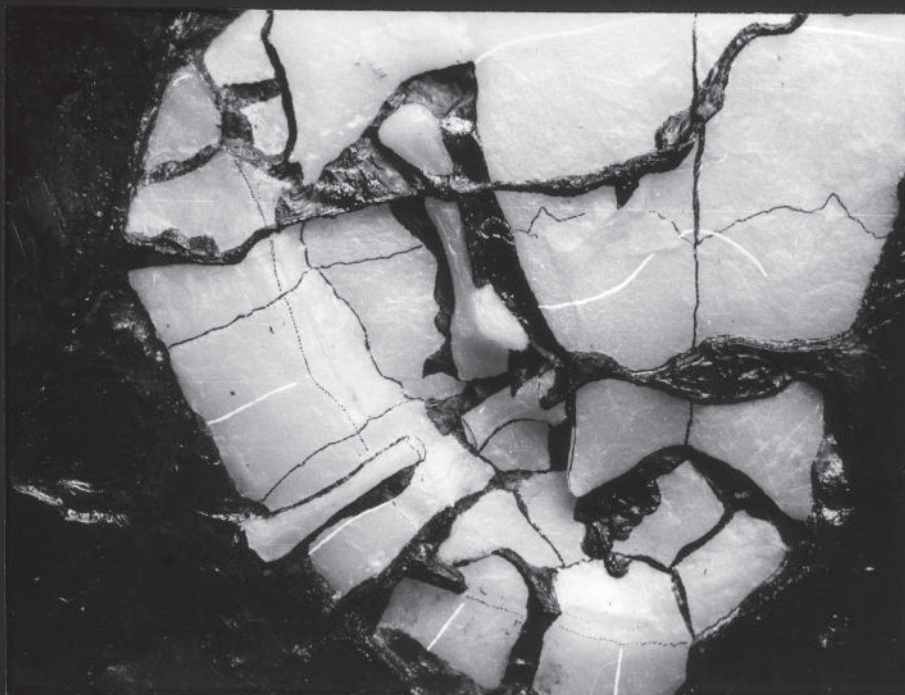
A



B



C



ESTAMPA 20

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [8] (DGM 1485-R). Ossos das cinturas e membros. **(A)**. Extremidade umeral da escápula. **(B & C)**. Vistas dorsal e ventral, respectivamente, da epífise proximal do úmero esquerdo. **(D & E)**. Vista lateral (acetabular) de pelves fragmentárias esquerda e direita, respectivamente. **(F & G)**. Vistas, dorsal e ventral, respectivamente, do fêmur direito fragmentário.

ESTAMPA 20



ESTAMPA 21

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [9] (MNRJ 1313-V). Impressão ventral do casco e plastrão. **(A)**. Impressão ventral do casco. **(B & C)**. Vistas ventral e dorsal, respectivamente, do plastrão; compreendendo: epiplastrões, entoplastrão, hioplastrões, hipoplastrões e xifiplastrões.

ESTAMPA 21



ESTAMPA 22

Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp. [9] (MNRJ 1313-V). Restos de periferais. **(A & B)**. Vistas dorsal e ventral, respectivamente, dos periferais III e IV, VI e VII esquerdos, IV a VI e VIII e IX direitos. **(C)**. Face acetabular do ílio direito. **(D)**. Fíbula direita.

ESTAMPA 22



BARRA=1CM

TABELA 1

Medidas utilizadas neste estudo, relativas à carapaça dos espécimens fósseis. Caso o espécime esteja incompleto, precluindo a medição total de uma certa característica morfométrica, o sinal ">" é utilizado ao lado do valor como mínimo possível, por outro lado o sinal "<" é utilizado para ângulo e o sinal "≈" para valores aproximados.

Abreviações: *c.p.*: comprimento craniocaudal máximo do pigal; *c.s.c-v1*: comprimento do sulco cervicovertebral I; *c.s.m1-v1(nu)*: comprimento do sulco marginovertebral I-I no nuchal; *c.s.sp-p.*: comprimento da sutura suprapigopigal; *c.t.car.*: comprimento total da carapaça; *c.>n.1*: comprimento craniocaudal máximo do neural I; *c.>n.2*: comprimento craniocaudal máximo do neural II; *c.>n.3*: comprimento craniocaudal máximo do neural III; *c.>n.4*: comprimento craniocaudal máximo do neural IV; *c.>n.5*: comprimento craniocaudal máximo do neural V; *c.>n.6*: comprimento craniocaudal máximo do neural VI; *c.>n.7*: comprimento craniocaudal máximo do neural VII; *c.v.1*: comprimento da vertebral I, do ângulo intervertebral I-II da costal I ao sulco cervicovertebral I; *c.v.2*: comprimento da vertebral II, do ângulo intervertebral II-III da costal II ao ângulo intervertebral I-II da costal I; *c.v.3*: comprimento da vertebral III, do ângulo intervertebral III-IV da costal III ao ângulo intervertebral II-III da costal II; *c.v.4*: comprimento da vertebral IV, do ângulo intervertebral IV-V da costal IV ao ângulo intervertebral III-IV da costal III; *c.v.5*: comprimento da vertebral V, do ângulo intermarginal XI-XII da vertebral V ao ângulo costovertebral IV-IV da vertebral V; *l.>car.*: largura maior da carapaça; *l.c.1*: largura da costal I, entre o ângulo costovertebral II-II da

costal I ao ângulo costo.CB vertebral I-I da marginal II; *l.c.2*: largura da costal II, entre o ângulo intercostal I-II da vertebral II ao ângulo intercostal II-III da vertebral III; *l.c.3*: largura da costal III, entre o ângulo intercostal II-III da vertebral III ao ângulo intercostal III-IV da vertebral IV; *l.c.4*: largura da costal IV, entre o ângulo intercostal III-IV da vertebral IV ao ângulo costovertebral IV-IV da vertebral V; *l.>n.1*: largura máxima do neural I; *l.>n.2*: largura máxima do neural II; *l.>n.3*: largura máxima do neural III; *l.>n.4*: largura máxima do neural IV; *l.>n.5*: largura máxima do neural V; *l.>n.6*: largura máxima do neural VI; *l.>n.7*: largura máxima do neural VII; *l.v.1*: largura da vertebral I, entre os ângulos costovertebrais I-I das marginais II; *l.v.2*: largura da vertebral II, entre os ângulos intercostais I-II da vertebral II; *l.v.3*: largura da vertebral III, entre os ângulos intercostais II-III da vertebral III; *l.v.4*: largura da vertebral IV, entre os ângulos intercostais III-IV da vertebral IV; *l.v.5*: largura da vertebral V, entre o ângulo intercostal III-IV da vertebral IV ao ângulo costovertebral IV-IV da vertebral V; *<c1-v1(m2)*: ângulo costovertebral I-I da marginal II; *<c3-c4(m9)*: ângulo intercostal III-IV da marginal IX; *<c4-v5(m11)*: ângulo intercostal IV-V da marginal XI.

TABELA 1

cm (± 1 mm)	DGM 300-R	DGM 301-R	DGM 302-R	DGM 1472-R	DGM 1482-R	DGM 1485-R	MNRJ 1313-V
c.t.car.	>22.1	>26.0	>9.8	≈ 31.5	>20.0	≈ 31.0	≈ 29.5
l.>car.	>21.6	>17.0	>8.4	>25.0	>19.0	≈ 23.0	≈ 22.1
c.s.c-v1	—	2.8	—	>2.2	—	≈ 2.2	—
c.s.m1-v1 (nu)	—	1.6	—	2.0	—	≈ 1.5	—
c.v.1	>2.5	≈ 8.6	>1.5	5.5	>3.3	≈ 4.9	—
l.v.1	>3.3	>8.0	>3.3	8.9	>3.8	≈ 8.1	—
c.v.2	≈ 4.6	≈ 5.3	2.2	5.1	>1.3	≈ 5.0	—
l.v.2	≈ 5.3	≈ 5.8	3.2	6.3	>4.5	≈ 5.6	—
c.v.3	>2.6	≈ 4.8	2.0	4.6	—	≈ 4.9	—
l.v.3	≈ 4.6	>5.3	2.9	6.1	—	≈ 5.6	—
c.v.4	>3.4	≈ 4.8	≈ 2.5	5.0	—	≈ 5.0	—
l.v.4	≈ 3.8	≈ 5.1	≈ 2.8	5.1	—	≈ 3.6	—
c.v.5	>1.3	>3.1	>1.5	5.0	—	≈ 4.2	—
l.v.5	>1.3	≈ 7.3	>2.9	7.6	—	≈ 6.6	—
l.c.1	>4.8	>6.6	>2.2	6.5	—	≈ 6.2	—
l.c.2	≈ 4.0	4.8	1.9	4.6	—	≈ 4.3	—
l.c.3	≈ 4.0	≈ 4.5	2.0	4.7	—	≈ 4.1	—
l.c.4	≈ 2.3	≈ 3.1	≈ 1.7	3.1	—	≈ 3.0	—
c.>n.1	>2.9	>3.6	1.7	>3.8	3.2	≈ 3.5	—
l.>n.1	≈ 1.7	2.1	0.7	2.2	1.4	≈ 2.1	—
c.>n.2	≈ 1.8	2.4	1.0	2.5	—	≈ 2.4	—
l.>n.2	≈ 1.3	2.1	0.9	2.3	—	≈ 2.0	—
c.>n.3	≈ 1.9	2.7	1.1	2.7	—	≈ 2.5	—
l.>n.3	≈ 1.6	2.1	0.9	2.0	—	≈ 1.9	—
c.>n.4	≈ 1.9	2.2	0.9	2.1	—	≈ 2.2	—
l.>n.4	≈ 1.3	1.9	0.8	1.9	—	≈ 1.7	—
c.>n.5	—	1.9	0.9	2.1	—	≈ 1.8	—
l.>n.5	—	1.7	0.7	1.9	—	≈ 1.7	—
c.>n.6	—	≈ 1.3	—	1.7	—	—	—
l.>n.6	—	≈ 1.5	0.5	1.7	—	—	—
c.>n.7	—	>0.4	—	1.2	—	—	—
l.>n.7	—	≈ 1.3	—	1.2	—	—	—
c.p.	≈ 2.7	—	—	3.5	—	≈ 3.4	≈ 2.7
c.s.sp-p.	≈ 1.7	—	—	2.6	—	≈ 2.6	2.5
$\angle c1-v1$ (m2)	—	—	—	$\approx 141^\circ$	—	$\approx 138^\circ$	—
$\angle c3-c4$ (m9)	120°	—	—	$\approx 137^\circ$	—	$\approx 125^\circ$	—
$\angle c4-v5$ (m11)	—	$\approx 110^\circ$	—	$\approx 120^\circ$	—	$\approx 125^\circ$	—

TABELA 2

Medidas utilizadas neste estudo, relativas ao plastrão dos espécimens fósseis. Caso o espécime esteja incompleto, precluindo a medição total de uma certa característica morfométrica, o sinal ">" é utilizado ao lado do valor como mínimo possível, por outro lado o sinal "≈" é utilizado para valores aproximados.

Abreviações: *c.e.*: comprimento do entoplastrão; *c.I.*: comprimento da intergular; *c.t.p.*: comprimento total do plastrão; *c.s.A-A*: comprimento do sulco interabdominal; *c.s.C-C*: comprimento do sulco intercaudal; *c.s.F-F*: comprimento do sulco interfemoral; *c.s.I-G*: comprimento do sulco interguloangular; *c.s.I-U*: comprimento do sulco interguloangular; *c.s.G-U*: comprimento do sulco guloangular; *c.s.Ho-Ho*: comprimento retilíneo da sutura inter-hioplastral; *c.s.Ho-Hp*: comprimento retilíneo da sutura hio-hipoplastral; *c.s.Hp-Hp*: comprimento retilíneo da sutura inter-hipoplastral; *c.s.Hp-Xf*: comprimento retilíneo da sutura hipoxifiplastral; *c.s.P-P*: comprimento do sulco interpeitoral; *c.s.Xf-Xf*: comprimento retilíneo da sutura interxifiplastral; *c.s.U-U*: comprimento do sulco interumeral; *c.s.U-U(e.)*:

comprimento do sulco interumeral no plastrão; *d.<I.s.E-H*: distância do ângulo da intergular ao sulco ento-hioplastral; *l.ca.I.*: largura caudal da intergular, entre os ângulos das gulares; *l.cr.I.*: largura cranial da intergular, no bordo do plastrão; *l.e.*: largura do entoplastrão; *l.inc.*: largura da incisura caudal; *l.p.s.G-U*: largura do plastrão entre a desembocadura dos sulcos guloangulares; *l.p.s.A-F*: largura do plastrão entre a desembocadura dos sulcos abdominofemorais; *l.p.s.F-C*: largura do plastrão entre a desembocadura dos sulcos femorocaudais; *l.p.s.U-P*: largura do plastrão entre a desembocadura dos sulcos umeropeitorais; *l.pt.*: largura da ponte, entre o fundo das incisuras axilar e ingüinal; *p.inc.*: profundidade da incisura caudal do plastrão.

TABELA 2

cm (± 1 mm)	DGM 300-R	DGM 301-R	DGM 302-R	DGM 1472-R	DGM 1482-R	DGM 1485-R	MNRJ 1313-V
c.t.p.	>12.0	>18.0	>23.0	>12.8	>8.4	≈ 25.5	23.7
c.I.	>1.4	—	4.9	—	—	≈ 4.6	4.2
l.cr.I.	—	—	≈ 1.9	—	≈ 2.1	≈ 2.6	1.8
l.ca.I.	—	—	≈ 2.3	—	≈ 2.2	≈ 2.7	2.7
c.s.I-G	—	—	3.4	—	2.6	≈ 2.8	2.8
c.s.G-U	>1.7	—	3.4	—	2.5	≈ 2.9	2.8
c.s.I-U	>1.1	—	1.8	—	—	≈ 2.2	1.8
c.s.U-U	≈ 2.0	—	2.8	—	—	≈ 2.7	2.7
c.s.P-P	≈ 3.2	≈ 4.3	3.6	3.7	—	≈ 3.4	3.1
c.s.A-A	≈ 2.1	2.6	3.5	≈ 2.9	—	≈ 3.2	2.9
c.s.F-F	>1.7	5.4	5.0	>2.4	—	≈ 4.8	5.0
c.s.C-C	—	4.0	>3.2	—	—	≈ 4.9	3.5
l.p.s.G-U	—	—	≈ 8.6	—	≈ 7.2	≈ 8.3	8.0
l.p.s.U-P	≈ 9.5	—	11.1	≈ 9.8	≈ 8.8	≈ 10.6	10.0
l.p.s.A-F	—	≈ 10.4	≈ 10.9	≈ 9.6	—	≈ 10.3	≈ 9.9
l.p.s.F-C	—	≈ 7.0	7.3	—	—	≈ 7.3	7.1
l.pt.e.	≈ 5.2	>2.9	6.7	5.7	—	≈ 6.6	≈ 5.0
l.inc.	—	≈ 4.4	—	—	—	≈ 4.8	≈ 4.5
p.inc.	—	1.2	—	—	—	≈ 1.4	2.3
c.e.	2.8	—	3.6	>1.4	≈ 3.0	≈ 3.6	3.4
d. < I.s.E-H	≈ 1.3	—	1.2	—	—	≈ 1.4	1.5
l.e.	3.4	—	≈ 4.4	≈ 4.9	≈ 3.4	≈ 4.9	3.8
s.Ho-Ho	>4.2	≈ 6.2	6.5	5.1	—	≈ 6.1	5.6
s.Hp-Hp	>2.5	4.7	5.4	4.1	—	≈ 6.9	≈ 4.5
s.Xf-Xf	—	5.7	>4.8	—	—	≈ 4.6	5.4
s.Ho-Hp	>7.7	9.2	10.1	8.2	—	≈ 9.9	>6.1
s.Hp-Xf	—	4.3	4.6	>4.2	—	≈ 4.2	4.6

TABELA 3

Características encontradas nos espécimens fósseis da formação Tremembé (*Phrynos* (*Phrynos*) (*geoffroanus*) *species indeterminata*).

- | | |
|---|--|
| 1. Forma provavelmente elíptica da carapaça, com bordo lateral reto e sem constrição transversal (S: sim, ?: não preservado). | 17. Incisura caudal do plastrão arciforme (S: sim, ?: não preservado). |
| 2. Escama cervical presente, não retraída, muito provavelmente alcançando o bordo cranial da carapaça (S: sim, ?: não preservado). | 18. Lobo cranial do plastrão mais largo que o lobo caudal (nas desembocaduras dos sulcos umeropeitoral e abdominofemoral) (S: sim, ?: não preservado). |
| 3. Escama vertebral I maior que a vertebral II (S: sim, ?: não preservado). | 19. Comprimento ventral do entoplastrão menor que a largura ventral do mesmo (S: sim, ?: não preservado). |
| 4. Número de neurais contíguos na série neural. | 20. Porção entoplastral do sulco interumeral entre a metade e um quarto do comprimento do entoplastrão (S: sim, ?: não preservado). |
| 5. Face articular ilíaca da carapaça nos pleurais VII (7/8/S: pleurais VIII e VIII e suprapigal; 8/S: pleural VIII e suprapigal). | 21. Situação do processo caudal do xifiplastrão (L: lobulado; A: anguloso). |
| 6. Sulco marginovertebral XII-V disposto no suprapigal (S: sim, ?: não preservado). | 22. Ponta do processo caudal do xifiplastrão direcionado dorsalmente (S: sim, N: não, ?: não preservado). |
| 7. Pigal relativamente plano e mais longo que largo (S: sim, ?: não preservado). | 23. Ala do xifiplastrão ausente (S: sim, ?: não preservado). |
| 8. Cavado lateral levemente presente (S: sim, N: não, ?: não preservado). | 24. Mesoplastrões ausentes (S: sim, ?: não preservado). |
| 9. Presença de cavado sagital (0: ausente; 1: pouco marcado). | 25. Espessura das lâminas do hioplastrão e do hipoplastrão relativamente grande (S: sim, N: não, ?: não preservado). |
| 10. Cristas/tubérculos sagitais e tubérculos parassagitais ausentes (S: sim, N: não, ?: não preserva-do). | 26. Sulco marginoplastral nos processos laterais do hioplastrão e do hipoplastrão bem marcado (S: sim, N: não, ?: não preservado). |
| 11. Comprimento do sulco interpeitoral maior que o interabdominal (P>A) (S: sim, ?: não preservado). | 27. Vértebra cervical alongada (S: sim, ?: não preservado). |
| 12. Comprimento do sulco interfemoral maior que o interabdominal (F>A) (S: sim, ?: não preservado). | 28. Fossa visceral em "U" na face medial dos periferais periferais laterais (S: sim, ?: não preservado). |
| 13. Situação do ângulo da escama gular (S: sobre a sutura epi-hioplastral; C: cranial a sutura epientoplastral). | 29. Situação da fossa intertubercular do úmero (P: profunda; R: rasa). |
| 14. Situação do sulco gulointergular (C: côncavo medialmente; R: reto). | 30. Crista rostrolateral e caudolateral do esquamosal levemente convergentes (S: sim, ?: não preservado). |
| 15. Sulco interumeral presente (S: sim, ?: não preservado). | 31. Face articular hioplastral do pleural I distante da face articular pleural II do pleural I (S: sim, ?: não preservado). |
| 16. Escama intergular alcançando amplamente o bordo cranial do plastrão e não cobrindo quase inteiramente o entoplastrão (S: sim, ?: não preservado). | |

TABELA 3

[illegible]